АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVIII

2

ФЕВРАЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1963 ЛЕНИНГРАД

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 48 (1963) № 2

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чл.-корр. АН СССР *А. А. Авакян*, *Н. А. Аврорин*, акад. ВАСХНИЛ и акад. АН УССР *П. А. Власюк*, *П. А. Генкель* (зам. главного редактора), *Л. В. Кудряшов*, *М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), *С. С. Прозоров*, *В. И. Разумов*, *К. А. Соболевская*, *А. А. Шахов*, чл.-корр. АН СССР *Б. К. Шишкин*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора)

EDITORIAL BOARD

A. A. Avakyan, *N. A. Avrorin*, *P. A. Henckel* (Associate Editor), *L. V. Kudryashov*, *M. V. Kultiassov*, *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *S. S. Prozorov*, *V. I. Razumov*, *K. A. Sobolevskaya*, *A. A. Shakhov*, *B. K. Schischkin*, *P. A. Vlassiuk*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor)

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

И Ф. Мусаев

О СЕВЕРНЫХ ПРЕДЕЛАХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ХАРАКТЕРНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТУРАНСКОЙ ПУСТЫННОЙ ФЛОРЫ

С 12 картами

(Получено 23 V 1962)

Туранская флористическая провинция, входящая в состав Средиземноморской флористической области, своеобразна не только по природным условиям вообще, но довольно резко отличается от других частей области по преобладающим компонентам флоры. Однако до сих пор еще нет достаточно полного представления как о пределах распространения типичных компонентов туранской флоры, так и о границах Туранской флористической провинции. Особенный интерес для флористической фитогеографии представляет выявление северных, северо-западных и северо-восточных пределов Туранской провинции. Мы и решили попытаться ответить на эти вопросы путем изучения и выявления ареалов исторически сложившихся типичных видов туранской флоры.

Ареалы типичных видов, кроме решения задач флористического районирования, помогают в установлении и уточнении генетических связей флоры, ибо, как указывает Е. В. Вульф (1944 : 134), история флоры выявляется «в типе ареалов ее видов» и, как пишет А. И. Толмачев (1958 : 294), ареал служит нам в какой-то степени «зеркалом истории вида».

Материалы по ареалам широко распространенных видов необходимы в работе геоботаника, ресурсоведа и ряда других специалистов. Так, например, В. Б. Сочава указывает (1956 : 51), что «распространение растительных сообществ не отделимо от ареалов составляющих его видов, и прежде всего — эдификаторов и доминантов. Поэтому важнейшим подсобным материалом для геоботанической картографии являются карты ареалов главнейших растений. В этом направлении сделано пока что еще немного, особенно в отношении эдификаторов и доминантов степных, луговых и пустынных сообществ».

Значение ареалов лекарственных, эфиромасличных, дубильных, кормовых и других хозяйственно важных растений трудно переоценить. Детальные карты ареалов помогают выявить очаги массового распространения таких растений, показывают географический район, в пределах и условиях которого встречается интересное растение. Карты ареалов могут послужить иллюстративным материалом во «Флорах», «Определителях растений», учебниках и другого рода ботанических сводках и справочных пособиях.

Настоящая статья является первым результатом исследований по теме, посвященной изучению ареалов главнейших представителей туранской пустынной флоры, и ставит задачу способствовать выяснению северных границ Туранской провинции.

Относительно северных пределов туранской пустынной флоры и пустынной зоны в целом в литературе имеются противоречивые сведения. Так, Е. В. Вульф (1944) северную их границу проводит по линии Кара-Богаз-Гол—горы Каратау. Н. В. Павлов (1948) указывает, что в северных частях пустыня ограничена пределами Устюрта, Бетпак-Дала, Причуйских Муюнкумов, Прибалхашья, а на западе, по его мнению, пустыня тянется через Прикаспийскую низменность и юг Украины, почти до Херсона; А. М. Габбасов (1947) предлагает установить северные пределы туранской пустынной растительности по ареалу *Artemisia terrae-albae* Krasch. Эти различные мнения не подкреплены достаточно конкретным ареалогическим материалом.

При выборе видов растений с целью выявления и характеристики их ареалов мы старались исходить из типичности соответствующих групп растений для исторически сложившихся условий Туранской флористической провинции. В этом отношении в литературе имеются различные воззрения, по нашему мнению, не противоречащие друг другу. Так, М. М. Ильин считает (1937 : 97), что «страны, окружающие древний обширный Средиземноморский бассейн, имели искони свою характерную пустынную или, вернее, солончаковую флору, следы которой мы находим на всем протяжении ее бывшей территории. Эта флора. . . и была тем главным фундаментом, на базе которого шла дальнейшая эволюция растительных ландшафтов равнин Средней Азии». Основным звеном этой солончаковой группы Ильин считает семейство *Chenopodiaceae*. С. А. Невский (1937) самобытную (автохтонную) флору Средиземноморья называет «флорой Эфедры». Остальные элементы флоры Средиземноморской области, в том числе и Туранской провинции, он считает аллохтонными. И. М. Крашенинников (1921, 1946) указывает, что южноказахстанско-среднеазиатские ксерофитные полыни, главным образом из подрода *Seriphidium*, генетически связанные с третичными лесными циклами Китая («Флора Гинкго» М. Г. Попова, 1927, 1935 г.), имеют здесь свой местный центр ксерофитизации и формообразования и являются типичной группой для туранской флоры.

Таким образом, наиболее характерными компонентами туранской пустынной флоры являются: а) представители *Chenopodiaceae*, б) полыни из подрода *Seriphidium* и в) группа видов, объединенная во «флоре Эфедры» Невского. При выборе конкретных видов мы опирались на эти три группы растений. В составе пустынной флоры, по данным А. В. Прозоровского (1940), насчитывается не менее 1600—1700 видов. Из них довольно значительную часть составляют представители названных трех групп растений. Среди них для наших исследований были выбраны главным образом широко распространенные полукустарники, являющиеся эдификаторами и доминантами растительных сообществ. При этом прежде всего учитывались растения, интересные и в практическом отношении. В нашу группу вошло и несколько однолетников, имеющих широкое распространение.

Выбор конкретных видов растений основывался на данных сводок — «Флора СССР», «Растительный покров СССР» (1956), «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» (1950, 1951, 1956), «Флора Западной Сибири» П. Н. Крылова (1927—1939) и на данных других литературных источников. Для накопления ареалогических сведений по отдельным видам растений были использованы гербарные фонды научных учреждений Ленинграда, Алма-Аты, Ташкента, Ашхабада, Кавказа и Украины. Кроме того, использовались и литературные данные.

Для составления карт ареалов после разностороннего анализа мы выбрали 48 видов, относящиеся к 8 семействам и 21 роду. 31 вид из них составляют полыни и представители сем. Солянковых (Маревых). Только 4 вида из всех 48 составляют однолетники, остальные растения являются многолетниками, полукустарниками и кустарниками. Для каждого вида мы составляем детальную точечную карту ареала.

Составление детальных карт ареалов с фиксацией на каждой карте по нескольку сот точек — очень трудоемкая работа. Поэтому необходимо разработать соответствующую методику упрощения и облегчения технической работы, особенно при составлении карт для большого количества видов растений. Мы считаем удобным, например, систематизировать точки нахождения всех изучаемых видов данного района в виде каталога или картотеки. Затем определяются и записываются географические координаты каждой точки. После этого уже нетрудно наносить на карту точки встречаемости соответствующего вида. Такая систематизация исключает повторные поиски на географических картах одной и той же точки для разных видов растений, ибо каждая точка фиксирована в алфавитном списке каталога.

Перечисляем все виды, для которых нами составляются точечные карты ареалов: полыни — *Artemisia arenaria* DC., *A. gracilescens* Krasch. et Iljin, *A. lercheana* Web., *A. lessingiana* Bess., *A. pauciflora* Web., *A. santolina* Schrenk, *A. schrenkiana* Ldb., *A. sublessingiana* (Kell.) Krasch., *A. terrae-albae* Krasch., *A. turanica* Krasch.; представители солянковых — *Salsola affinis* C. A. M., *S. arbuscula* Pall., *S. arbusculaeformis* Drob. (=*S. laricifolia* [Turcz.] Litw.), *S. dendroides* Pall., *S. gemmascens* Pall., *S. laricina* Pall., *S. paulsenii* Litw. (=*S. pellucida* Litw.), *S. richteri* Karel., *S. rigida* Pall., *Anabasis aphylla* L., *A. brachiata* Fisch. et Mey., *A. eriopoda* (C. A. M.) Benth., *A. salsa* (C. A. M.) Benth. (=*A. ramosissima* Minkw.), *Agriophyllum arenarium* M. B., *Arthrophytum longibracteatum* Eug. Kor. (=*A. lehmannianum* Bge. et Litw.), *Atriplex cana* C. A. M., *Camphorosma monspeliacum* L., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge., *Suaeda physophora* Pall.; представители других семейств — *Atraphaxis pyrifolia* Bge., *A. spinosa* L., *Calligonum aphyllum* (Pall.) Gürke (=*C. pallasia* L'Herit.), *C. caput medusae* Schrenk, *C. leucocladum* Bge., *C. microcarpum* Borszov, *Astragalus paucijugus* C. A. M., *A. unifoliatus* Bge., *A. villosissimus* Bge., *Ammothamnus lehmanii* Bge., *Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et Mey., *Ephedra distachya* L. (=*E. vulgaris* Rich.), *E. intermedia* Schrenk et C. A. M., *E. strobilacea* Bge., *Convolvulus erinaceus* Ldb., *Frankenia hirsuta* L., *Limonium suffruticosum* (L.) Kntze.

В этом списке отсутствуют представители эфемеров и эфемероидов, многолетних ксерофитных злаков и разнотравья, многие виды которых довольно-таки характерны для Туранской провинции. После завершения первого этапа работы мы предполагаем составить ареалы и для таких растений.

Обобщение материалов, полученных по ареалам перечисленных 48 видов, показало, что в северных частях Туранской провинции более или менее обильно представлены следующие 26 видов: *Artemisia arenaria*, *A. gracilescens*, *A. pauciflora*, *A. schrenkiana*, *A. sublessingiana*, *A. terrae-albae*, *Salsola affinis*, *S. arbuscula*, *S. laricina*, *S. paulsenii*, *S. rigida*, *Anabasis aphylla*, *A. salsa*, *Arthrophytum longibracteatum*, *Atriplex cana*, *Camphorosma monspeliacum*, *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Nanophyton erinaceum*, *Suaeda physophora*, *Atraphaxis spinosa*, *Calligonum aphyllum*, *Ephedra distachya*, *Eremosparton aphyllum*, *Frankenia hirsuta*, *Limonium suffruticosum*.

Многие из перечисленных растений имеют хозяйственное значение. Так, большинство полыней, а также *Kochia prostrata* и *Salsola rigida* — пастбищные растения для овец на зимний период; *Artemisia arenaria*, *Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum* — пескоукрепители; *Anabasis aphylla*, *Ephedra distachya*, *Atraphaxis spinosa* содержат алкалоиды; *Limonium suffruticosum* дает дубильные вещества; *Salsola arbuscula* и *S. paulsenii* содержат лимонную и щавелевую кислоты; в ряде растений находятся эфирные масла, красители и т. д.

Для перечисленных 26 видов нами составлены точечные карты северных частей ареалов. На каждой карте фиксированы лишь точки, расположенные в непосредственной близости от северных пределов ареала вида. При этом точки, выписанные из литературных источников, показаны в виде маленьких кружочков. Пределы массового распространения каждого вида на северной границе обведены сплошной линией. Разбросанные редкие точки отграничены прерывистой линией. В своих суждениях мы будем основываться на границах массового распространения видов, отмеченных сплошной линией.

В составлении карт ареалов некоторое участие принимала сотрудник Кафедры высших растений Ленинградского университета Н. Г. Жукова, которой приношу искреннюю благодарность. Вся работа по теме выполняется под общим руководством профессора А. И. Толмачева, которому я весьма признателен за повседневное внимание и помощь.

Ниже дается краткая характеристика северных пределов распространения 26 типичных видов туранской флоры по трем группам — полыни, солянковые и представители других семейств — с иллюстрацией 12 картами северных частей ареалов отдельных видов растений (остальные карты не приводятся из-за недостатка места в журнале).

Группа полыней

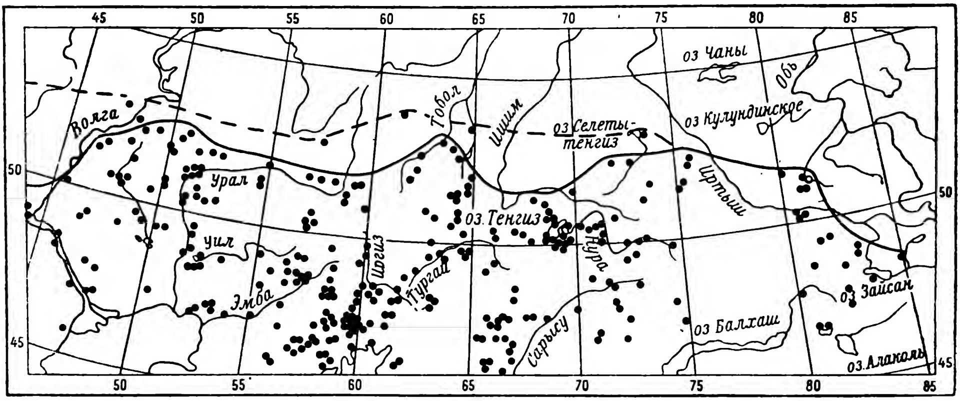
Artemisia gracilescens Krasch. et Iljin. Распространена исключительно в северной части пустыни. Входит в состав фитоценозов в качестве эдификатора и соэдификатора. Ценится на пастбищах как нажировочное кормовое растение для овец в осенне-зимний период. Северная граница ареала достигает 53° с. ш. около оз. Кушмуруна и на участке между Павлодаром и оз. Селеты-Тенгизом. С запада на восток граница ареала тянется от низовьев р. Урала до низовьев р. Черного Иртыша (в Зайсанской котловине).

Artemisia pauciflora Web. Широко распространена в северной части пустыни. Образует самостоятельные фитоценозы и входит в состав разнотравно-злаково-полынных комплексов в качестве соэдификатора, являясь классическим компонентом так называемых «полупустынных комплексов» (Келлер, 1923). Ценный корм на осенне-зимних овечьих пастбищах Казахстана. Северная часть ареала *A. pauciflora* показана на карте 1. С запада на восток граница ее ареала проходит от Цимлянска до р. Кальджира. Наибольшая насыщенность точками наблюдается на песках Приаральских Каракумов, а затем в окрестностях станции Берчогур (Мугоджарские горы), в районе оз. Тенгиза в бассейне р. Сарысу. Северные пределы массового распространения приурочены примерно к 53° с. ш. и почти полностью совпадают с пределами распространения *A. gracilescens*. Граница, отмеченная прерывистой линией, поднимается несколько выше — до 54° с. ш.

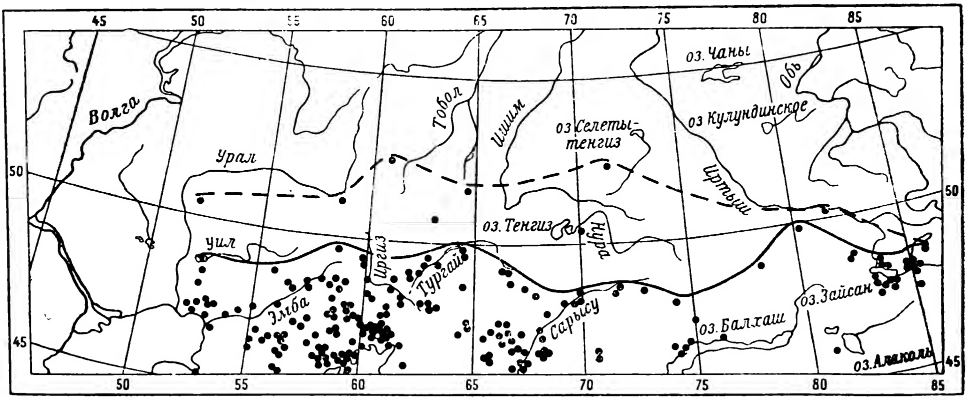
Artemisia schrenkiana Ldb. Эндем флоры Казахстана. Чаще всего произрастает на засоленных почвах. Географически замещает *A. lercheana* в более восточных частях казахстанской пустыни. В растительных сообществах встречается в качестве эдификатора и субдоминанта. Ценное кормовое растение на пастбищах в зимний период. Рекомендуется использование этого растения даже в сене. В литературе *A. schrenkiana* указывается только для южной части Казахской ССР. Однако по нашим материалам ареал ее простирается от района г. Орска до Зайсанской котловины, а отдельными точками — вплоть до верховьев Енисея (Тувинская АССР), поднимаясь у северных пределов до 54° с. ш. (в районе оз. Чаны).

Artemisia sublessingiana (Kell.) Krasch. Произрастает на плакорах в качестве эдификатора фитоценозов и входит в состав злаково-полынных комплексов на светлокаштановых («полупустынных») почвах. По литературным данным, встречается на Казахстанском мелкосопочнике и в низкогорьях Тарбагатая и Джунгарского Алатау. По внешнему облику это растение выглядит менее ксерофильным, чем предыдущие виды; имеет корневую систему, идущую в глубину до 220 см (Шалыт, 1950). На пастбищах представляет для овец удовлетворительно поедаемый корм в осенне-зимнее время. Северный предел ареала вида достигает в районе верховьев р. Ишима 52° с. ш. С запада на восток ареал простирается от верховьев р. Ишима до р. Кальджир. Западнее линии Карсакпай—р. Ишим в просмотренных нами гербарных материалах *A. sublessingiana* не обнаружена.

Artemisia terrae-albae Krasch. Это одно из наиболее характерных растений полынных пустынь Казахстана и Средней Азии. Широко распространенный эдификатор плакорных полынных фитоценозов на глинистых и суглинистых субстратах. Участвует также и в солянково-полынных комплексах совместно с *Anabasis salsa*, *Salsola rigida*, *S. arbuscula* и другими маревыми. Одно из основных пастбищных растений Казахстана, охотно поедаемое овцами весной и особенно осенью и зимой. Питательная ценность *A. terrae-albae* довольно высокая и приближается к питательной ценности овса. По мнению А. М. Габбасова (1947), северные пределы распространения *A. terrae-albae* ограничиваются примерно 48° с. ш. Однако составленная нами карта северной части ареала показывает (карта 2), что северная граница довольно густого расположения точек приурочена к 50° с. ш., а более редкие точки поднимаются даже до 52° с. ш. С запада на восток ареал *A. terrae-albae* простирается от низовьев р. Урала до низовьев Черного Иртыша.



Карта 1. Северная часть ареала *Artemisia pauciflora* Web.



Карта 2. Северная часть ареала *Artemisia terrae-albae* Krasch.

Artemisia arenaria DC. Типичное растение песчаных субстратов. При зарастании песков сменяет *Agriophyllum arenarium* и образует заросли. В травянистых побегах *A. arenaria* содержится 0.9—1.1% эфирного масла (Павлов, 1947). Имеет хозяйственное значение как прекрасный пескозакрепитель. По литературным данным *A. arenaria* встречается не только в Казахстане и Средней Азии, но также и в Волгоградской и Астраханской областях. Однако по собранным нами материалам это растение не обнаруживается в последних двух областях. Северный предел ареала

A. arenaria ограничивается 50° с. ш. С запада на восток ареал простирается от низовьев р. Уила до низовьев р. Сарысу и затем, после значительного перерыва, снова прослеживается в Зайсанской котловине.

Рассмотренный материал показывает, что группа полыней на северных пределах распространения образует две линии: 1) линия *Artemisia gracilescens*, *A. pauciflora*, *A. schrenkiana* и *A. sublessingiana*, приуроченная к 52—54° с. ш., и 2) линия *Artemisia terrae-albae* и *A. arenaria*, которая приурочена к 50° с. ш.

Группа видов из семейства Солянковых

Большинство растений рассматриваемой группы — полукустарники, типичные для пустыни. Они в качестве эдификаторов создают пустынные ландшафты или входят в состав смешанных полынно-солянковых комплексов. Некоторые виды этой группы являются эндемами Турана (например, *Arthrophytum longibracteatum*, *Salsola laricina*, *Suaeda physophora*).

По группе пустынных представителей маревых нет опубликованных точечных ареалов видов. Однако в более широком плане в литературе имеются контурные ареалы группы *Anabasis* (Бунге, 1862). Представители рода *Anabasis* распространены от Гибралтара, через все Средиземноморье, до Туранской низменности и далее вклиниваются через Джунгарский Алатау и Тарбагатай в Монголию. Северные границы ареала *Anabasis* поднимаются до Волгограда и Павлодара.

Salsola arbuscula Pall. На суглинистых, супесчаных солонцевато-щебенчатых сероземах образует заросли, а на песках встречается совместно с *Artemisia terrae-albae*, *Anabasis salsa*, *Nanophyton erinaceum*, *Salsola rigida* и другими растениями пустыни. Служит пастбищным кормом для скота, удовлетворительно поедаемым весной и хорошо осенью. Листья и молодые побеги содержат дубильные вещества. Северный предел ареала достигает 50° с. ш. (в районе г. Орска). По долготе это растение встречается от низовьев р. Волги до низовьев Черного Иртыша, с перерывом от верховьев р. Тургая до оз. Зайсан.

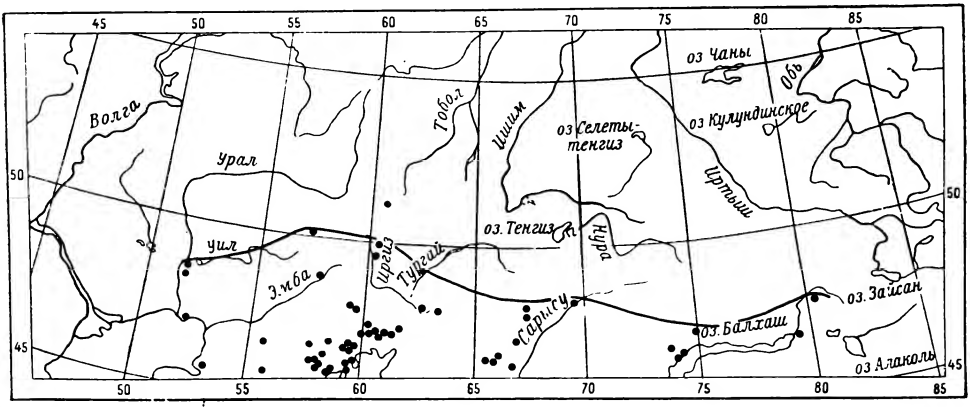
Salsola laricina Pall. Эндем Туранской пустыни. Самостоятельных зарослей не образует. Встречается на солонцах, солончаках, солонцеватых и щебнистых почвах, на мелах. Содержит соду, молодые побеги употребляются в пищу. По «Флоре СССР» *S. laricina* встречается от Причерноморья до Прибалхашья, включая Крым и Северный Кавказ. Однако наши данные этого не подтверждают. На западе ареал этого вида ограничен низовьями Волги, а на востоке — оз. Тенгизом и г. Целиноградом. К северу граница доходит до 53° с. ш., образуя своеобразный выступ в районе оз. Кушмурун.

Salsola rigida Pall. Встречается на разнообразных местообитаниях в качестве субдоминанта или сопутствующего растения и реже образует самостоятельные сообщества. С осени до весны на пастбище хорошо поедается скотом. Северная граница ареала приведена на карте 3. С запада на восток ареал *S. rigida* простирается от низовьев р. Уила (оз. Индер) до Аягуза, расположенного на одноименной реке. Северный предел ареала ограничивается примерно линией, проходящей чуть выше 50° с. ш.

Salsola affinis C. A. M. Однолетник, растет группами на гипсоносных и солонцеватых почвах, на пестроцветных глинах, по щебнистым склонам и такырам. У северных пределов распространения ареал тянется от среднего течения р. Эмбы до низовьев Черного Иртыша, поднимаясь до 50° 30′ с. ш. (в районе оз. Тенгиз и р. Нуры).

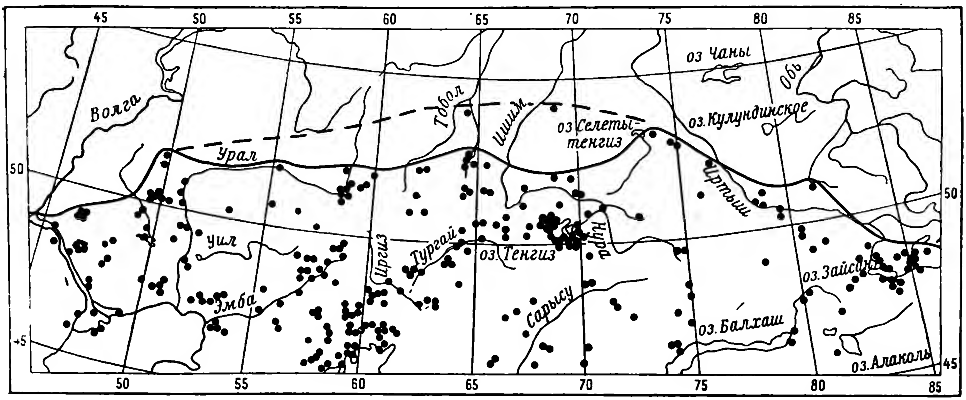
Salsola paulsenii Litw. Однолетник, растет на солончаках. В северной части ареал простирается от г. Волгограда до оз. Зайсан, доходя до 49° с. ш.

Anabasis aphylla L. Является эдификатором в солянковых и полынно-солянковых сообществах пустыни. Содержит алкалоид анабазин, используемый для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Кроме того, из *A. aphylla* добывают щелочь, а отвар его корней употребляется в народной медицине против туберкулеза; зола употребляется для выделки кожи. Сухостой используется в качестве топлива. По данным «Флоры СССР» встречается от Причерноморья до хр. Тарбагатай. Однако по нашим материалам западные пределы ареала вида ограничены 43° в. д. Северная граница достигает 52° с. ш. (около Оренбурга). Типичные местообитания вида — пески различной степени засоления.



Карта 3. Северная часть ареала *Salsola rigida* Pall.

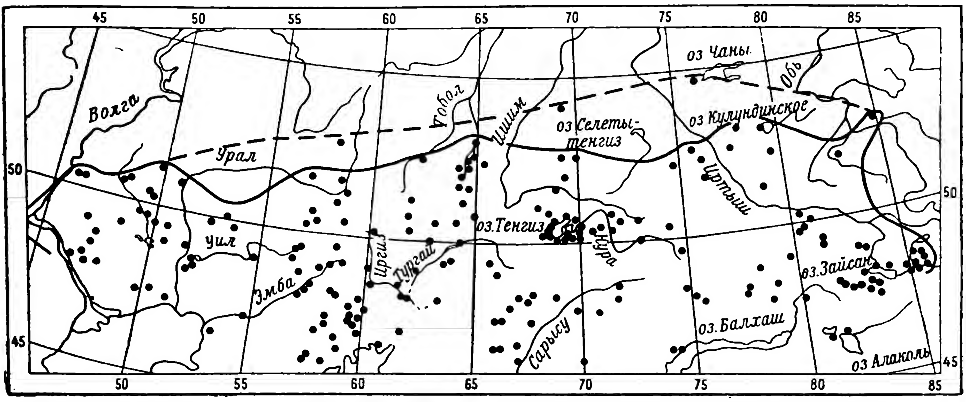
Anabasis salsa (C. A. M.) Benth. Является эдификатором в солянковых фитоценозах и входит в состав полынно-солянковых комплексов в качестве соэдификатора (например, совместно с *Artemisia terrae-albae*). На пустынных пастбищах служит одним из основных растений, дающих нажировочный корм для скота в осенне-зимний период. Северная часть ареала представлена на карте 4. На севере ареал вида достигает 53°, а более редкие точки — даже 54° с. ш. Пределы распространения на западе и на востоке те же, что у предыдущего вида.



Карта 4. Северная часть ареала *Anabasis salsa* (C. A. M.) Benth.

Arthrophytum longibracteatum Eug. Kor. (=*A. lehmannianum* Bge. et Litw.). Эндем Туранской низменности. Самостоятельных зарослей не образует. Изредка встречается по глинисто-щебнистым субстратам. На пастбищах поедается скотом в осенне-зимний период. Применяется как красильное растение. Ареал этого вида в северной части очень ограничен и укладывается с запада на восток между верховьями р. Уила и низовьями р. Сарысу, поднимаясь к северу до 50° 30′ с. ш. (в районе г. Иргиза).

Atriplex cana С. А. М. Встречается на солонцеватых почвах. Обычно растет вместе с *Artemisia pauciflora* и другими растениями в северных частях пустыни. Реже играет эдификаторную роль в фитоценозах. Имеет широкое распространение от Крыма до Зайсанской котловины. Посредственное пастбищное растение в осенне-зимний период и прекрасное топливо. Северная часть ареала вида показана на карте 5. Как видно, в направлении к северу массовое распространение вида наблюдается в пределах до 53° с. ш., а единичные точки встречаются почти до 55° (например, около оз. Чаны). Выявленные нами пределы ареала с запада на восток соответствуют литературным данным.

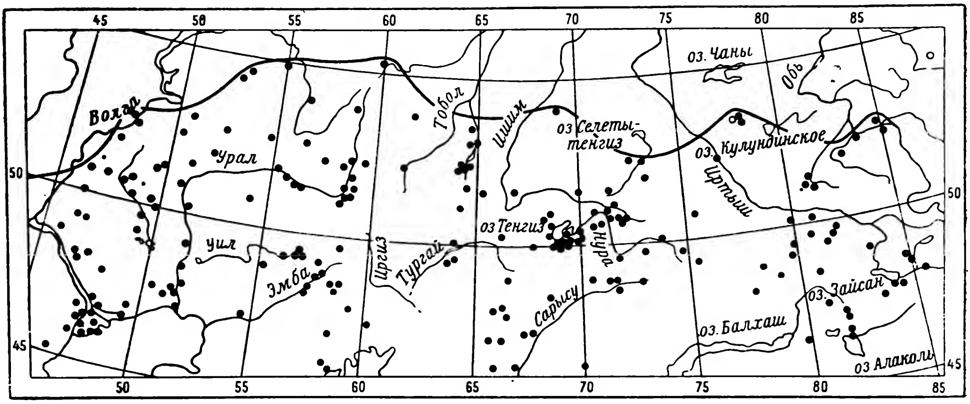


Карта 5. Северная часть ареала *Atriplex cana* С. А. М.

Camphorosma monspeliacum L. Широко распространенное типичное растение солонцеватых и щебнистых субстратов пустынно-сухостепной зоны. Зарослей не образует, но встречается в сообществах как сопутствующее растение, где доминантами бывают другие виды (например, *Artemisia pauciflora*). Служит пастбищным кормом для всех видов скота в осенне-зимний период. В молодых частях содержится до 0.2% эфирного масла с запахом горького миндаля; используется в народной медицине. Обширный ареал *C. monspeliacum* в северной части достигает 55° с. ш. в районе Уфы и Челябинска (карта 6).

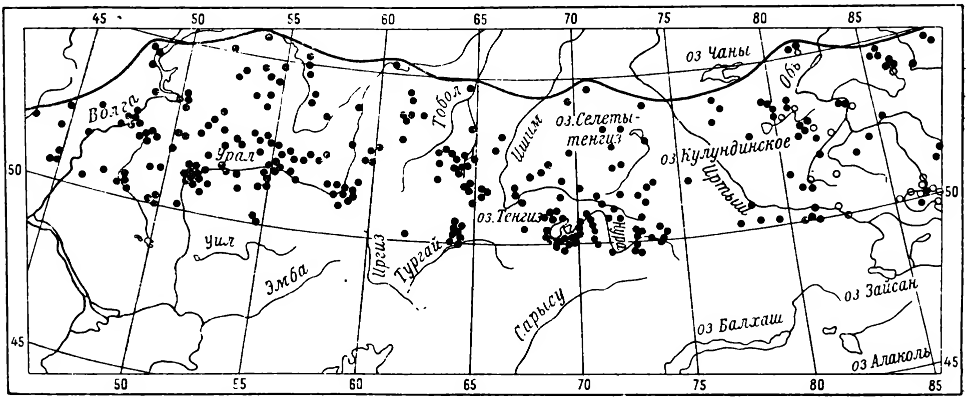
Eurotia ceratoides (L.) С. А. М. Растет на слаборазвитых почвах по каменистым и щебнистым субстратам, мелам и обрывам. Однолетние побеги служат пастбищным кормом для скота в течение круглого года. Редко образует чистые заросли; чаще встречается как примесь к другим растениям или господствует в примитивных разреженных группировках. По данным «Флоры СССР» *E. ceratoides* в пределах Советского Союза встречается во всей степной и пустынной зонах от Молдавии и Украины до Даурии и Приангарья; по сухим склонам высоко поднимается в горы. За пределами СССР распространена во всех частях Средиземноморской области, а также в Джунгарии, Кашгарии, Японии и Северном Китае. Северная граница *E. ceratoides* сходна с таковой *Camphorosma monspeliacum* и достигает 55° с. ш. (около Уфы).

Kochia prostrata (L.) Schrad. Весьма полиморфный вид (Ильин, 1936). Встречается во многих районах засушливой зоны СССР. На песчаных субстратах образует довольно густые и обширные заросли. Доминирует и в ассоциациях на солонцеватых суглинистых и глинистых почвах. Нередко встречается совместно с *Artemisia terrae-albae*, *A. pauciflora*, *Camphorosma monspeliacum*, образуя своеобразные комплексы. *K. prostrata* является весьма ценным кормовым растением. Используется как в сене, так и на пастбище круглый год. Испытана в культуре для создания сенокосов на богарах засушливой зоны. *K. prostrata* имеет еще более обширный ареал, чем *Eurotia ceratoides*. На нашей карте 7 северная граница ареала достигает 55° с. ш.



Карта 6. Северная часть ареала *Camphorosma monspeliacum* L.

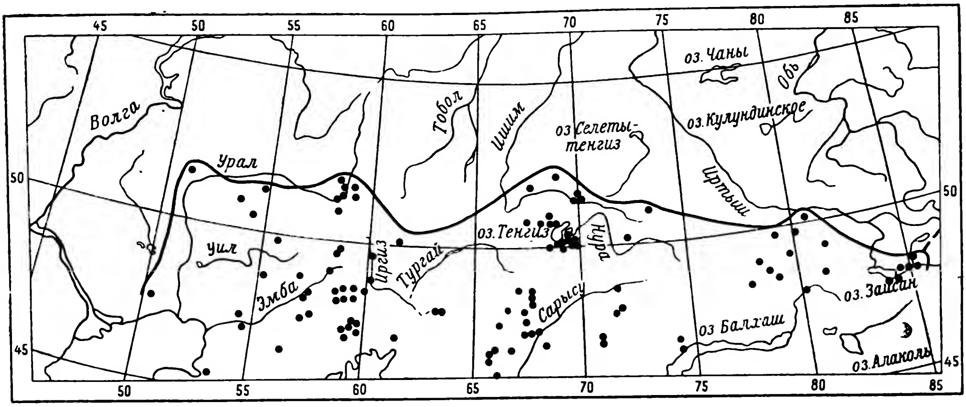
Nanophyton erinaceum (Pall.) Bge. Обладает широким экологическим диапазоном. Растет на щебнистых, каменистых и солонцеватых субстратах, на мелах, такырах и т. п. Нередко на характерных для него местообитаниях является эдификатором, образуя «нанофитники». Служит компонентом в полынно-солянковых и солянковых сообществах, произрастая, например, совместно с *Artemisia pauciflora*, *A. terrae-albae*, *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Salsola rigida* и другими видами. Представляет хороший пастбищный корм, поедаемый скотом почти круглый год. Как показано на карте 8, *N. erinaceum* распространен от р. Урала до Зайсанской котловины и далее к востоку до верховьев Енисея. Северные пределы распространения растения тяготеют к 52° с. ш., заходит оно и несколько выше (в верховья Ишима и Енисея).



Карта 7. Северная часть ареала *Kochia prostrata* (L.) Schrad.

Suaeda physophora Pall. Растет группами или рассеянно на корковых и глыбистых солонцах. Больших сомкнутых зарослей не образует. Эндем пустынной зоны СССР. Северный предел ареала достигает под г.Павлодаром 54°30′ с. ш.; с запада на восток встречается в промежутке между Волгоградом и Зайсанской котловиной.

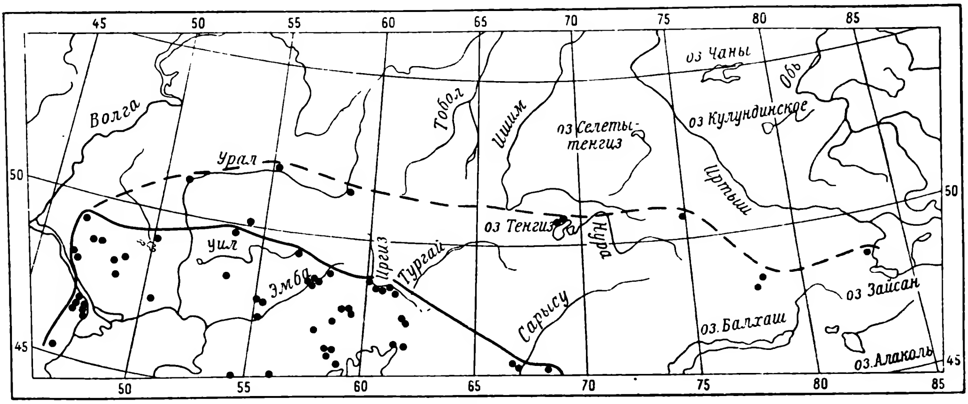
Согласно приведенным материалам рассмотренные виды маревых по расположению северной границы их ареалов можно разделить на три группы: 1) виды, северная граница ареалов которых проходит примерно по 50° с. ш., — это *Salsola affinis*, *S. arbuscula*, *S. paulsenii*, *S. rigida*, *Arthrophytum longibracteatum*; 2) виды, северные границы ареалов которых приурочены к 52—53° с. ш. — это *Anabasis aphylla*, *A. salsa*, *Atriplex cana*, *Nanophyton erinaceum*, *Salsola laricina*; 3) виды, северная граница ареалов которых достигает 55° с. ш. — это *Camphorosma monspeliacum*, *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Suaeda physophora*.



Карта 8. Северная часть ареала *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge.

Представители других систематических групп

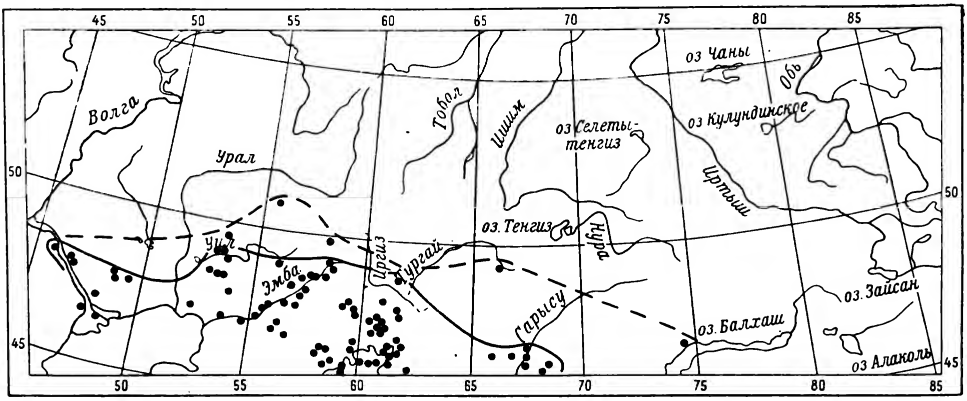
Ephedra distachya L. (=*E. vulgaris* Rich.). Произрастает обычно на каменисто-щебнистых сухих местообитаниях, по окраинам песков и на суглинистых почвах, прикрытых тонким слоем наносного песка. Самостоятельные заросли образует редко, но участвует в составе фитоценозов в качестве субдоминанта или сопутствующего вида. На пастбище охотно поедается скотом осенью, зимой и ранней весной. Корневище и корни содержат дубильные вещества. Зола используется местным населением как примесь к табаку. Содержит алкалоид эфедрин, особенно обильный в зеленых сочных веточках растения. В этой фазе скотом не поедается. Имеет



Карта 9. Северная часть ареала *Calligonum aphyllum* (Pall.) Gürke.

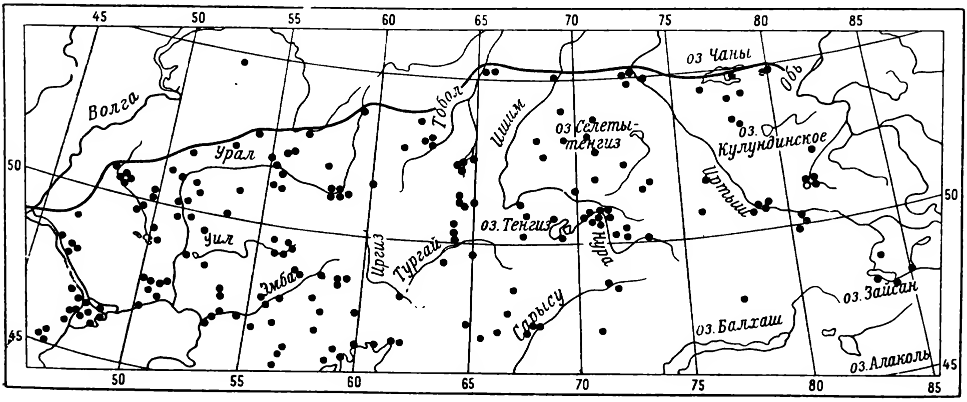
такой же широкий ареал, как *Eurotia ceratoides* и *Kochia prostrata*. Северная граница ареала поднимается в районе Уфы выше 55° с. ш.

Atraphaxis spinosa L. Характерное растение песчанистых слаборазвитых почв и сухих щебнистых склонов гор. На типичных местообитаниях иногда образует заросли. Ареал *A. spinosa* простирается от низовьев р. Урала до низовьев р. Сарысу, образуя выступ к северу у станции Берчогур (Мугоджарские горы). Редкие точки ареала достигают 53° с. ш.



Карта 10. Северная часть ареала *Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et Mey.

Calligonum aphyllum (Pall.) Gürke. Характерное растение песчаных пустынь и щебнистых сухих склонов, на которых нередко образует довольно обширные заросли. Содержит дубильные вещества с высоким процентом таннидов (до 15.42% по данным Шалыта, 1951). Виды *Calligonum* служат закрепителями песков и используются в качестве топлива; дают поделочную древесину. Плоды и молодые побеги местное население употребляет в пищу и для утоления жажды. На нашей карте 9 ареал *C. aphyllum* простирается с запада на восток от низовьев р. Волги до низовьев р. Сарысу, образуя северную границу на уровне 50° с. ш. (район Кара-Тюбе). Отдельные разбросанные точки прослеживаются до 52° с. ш.



Карта 11. Северная часть ареала *Frankenia hirsuta* L.

Eremosparton aphyllum (Pall.) Fisch. et Mey. Эндем пустынной зоны. Больших зарослей не образует. Как видно на карте 10, *E. aphyllum* встречается от низовьев р. Волги до низовьев р. Сарысу. Северные пределы его ограничиваются 49° с. ш., если не считать редких точек, расположенных выше этой линии.

Frankenia hirsuta L. (=*F. hispida* D. C.). Занимает солонцы, пухлые и мокрые солончаки, каменисто-щебнистые сухие склоны. Сомкнутого покрова не образует, встречается разбросанными кустиками. Имеет обширный ареал в засушливой зоне СССР и за его пределами (так же как и *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Ephedra distachya*). На карте 11 северные пределы ареала *F. hirsuta* доходят до 55° с. ш. (по линии г. Курган—оз. Чаны). Восточные пределы достигают 85° в. д.

Limonium suffruticosum (L.) Kntze. Характерен для засоленных субстратов. Нередко образует заросли. В надземных частях содержится до 6.36% дубильных веществ (Боровский и др., 1940). Встречается в засушливой зоне еще более широко, чем предыдущий вид. По нашим материалам северная граница ареала поднимается почти до 53° с. ш., а в районе г. Кустаная и несколько выше.

Как видно из изложенного, пределы распространения видов последней группы на севере приурочены к двум линиям: 1) к линии 50° с. ш., образуемой границами распространения *Atraphaxis spinosa*, *Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*, и 2) к линии 54—55° с. ш., образуемой *Ephedra distachya*, *Frankenia hirsuta*, *Limonium suffruticosum*.

Сравнительная характеристика северных границ ареалов

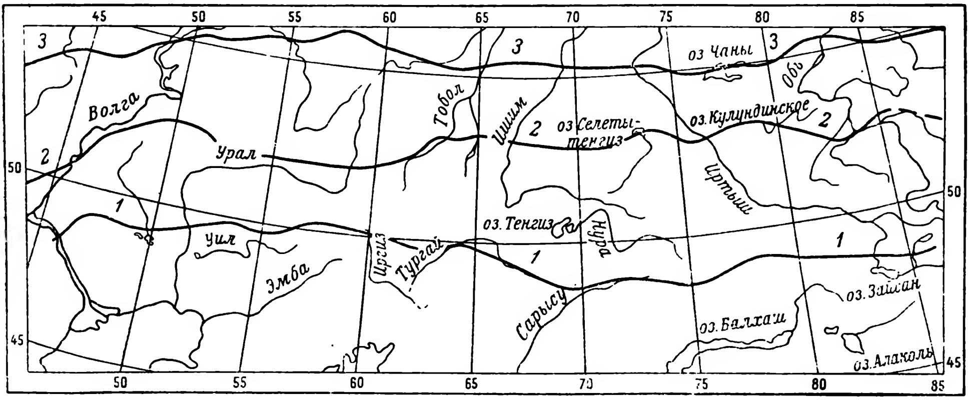
Изложенные материалы позволяют сделать некоторые обобщения о характере северных пределов распространения типичных компонентов туранской флоры. По типу прохождения северных границ ареалов рассмотренные нами 26 видов можно разделить на 3 группы: 1) группа видов, граница которой приурочена к 50° с. ш.; 2) группа видов с границей по линии 53—52° с. ш. и 3) группа видов с северными пределами по линии 55° (54°) с. ш.

Первую группу составляют следующие 10 видов: *Artemisia arenaria*, *A. terrae-albae*, *Salsola arbuscula*, *S. affinis*, *S. paulsenii*, *S. rigida*, *Arthrophytum longibracteatum*, *Atraphaxis spinosa*, *Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*. Как видно, здесь в основном представлены полыни и солянковые. Большинство видов этой группы связано с казахстанско-среднеазиатскими центрами формообразования; они являются безусловно типичными представителями туранской пустынной флоры. Из этих растений мы приводили карты северных частей ареалов следующих 4 видов: *Artemisia terrae-albae*, *Salsola rigida*, *Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*. Если северную границу ареалов этих видов изобразить одной сводной линией, то она будет проходить в западной части примерно по 50° с. ш., а в восточной по 49° с. ш. (карта 12, *1*).

Вторая группа включает 9 видов: *Atremisia gracilescens*, *A. pauciflora*, *A. sublessingiana*, *Salsola laricina*, *Anabasis aphylla*, *A. salsa*, *Atriplex cana*, *Nanophyton erinaceum*, *Limonium suffruticosum*. Здесь представлены типичные пустынные полыни и солянковые, которые в роли эдификаторов создают формации «северных пустынь». Большинство видов этой группы, как и предыдущей, имеют казахстанско-среднеазиатские центры формирования. В этой группе карты северных частей ареалов были приведены для следующих 4 видов: *Artemisia pauciflora*, *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Nanophyton erinaceum*. Если северные границы этих видов изобразить одной сводной линией, то она будет проходить между 52—53° с. ш. (карта 12, *2*).

Третья группа охватывает 7 видов: *Artemisia schrenkiana*, *Camphorosma monspeliacum*, *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Suaeda physophora*, *Ephedra distachya*, *Frankenia hirsuta*. Здесь представлен лишь один вид полыни. Остальные растения, за исключением *Suaeda physophora*, характерны не только для собственно пустынной зоны и Туранской провинции, но для всей засушливой зоны Евразии. В этой группе карты северных частей ареалов были приведены для 3 видов: *Camphorosma monspeliacum*, *Kochia prostrata*, *Frankenia hirsuta*. Объединенная линия северных границ растений этой группы проходит по 55° с. ш. (карта 12, *3*). Эту линию, ограничивающую ареалы очень широко распространенных пустынно-степных растений, вряд ли можно считать северной границей туранской пустынной флоры.

Северной границей Туранской флористической провинции и северными пределами туранской пустынной флоры, по нашему мнению, можно считать линию, приуроченную к 52—53° с. ш., т. е. среднюю линию на карте 12. До этого предела распространен ряд полыней из подрода *Seriphidium* и ряд ксерогалофитных полукустарников из семейства Маревых (Солянковых), столь типичных для Туранской флористической провинции. Граница эта пересекает: г. Камышин—г. Маркс—г. Оренбург—г. Кустанай—оз. Селеты-Тенгиз—Кулундинское озеро—г. Бийск и затем, после перерыва, продолжается до верховьев р. Енисея (г. Кызыл—пос. Тора-хем).



Карта 12. Сводные северные границы ареалов трех групп растений.
Объяснение в тексте.

В заключение отмечу, что к концу 1963 г. мы предполагаем составить полные точечные карты ареалов всех перечисленных в начале статьи 48 видов. В последующем будут составляться карты ареалов и ряда других групп пустынной флоры (в том числе эфемеров, эфемероидов, многолетних злаков и разнотравья). С другой стороны, будут выявлены ареалы некоторых бореально-степных элементов флоры для прилегающих к Турану с севера районов, что будет способствовать более точному определению северных пределов Туранской провинции и южных пределов степных районов Бореальной области.

Карты ареалов типичных компонентов туранской флоры будут полезны не только для практических работников (например, карты лекарственных и технических растений), но послужат также материалом для более подробного флористического районирования Туранской провинции и для выяснения отношений ареалов растений и флористических районов к растительным формациям и геоботаническим районам.

ЛИТЕРАТУРА

Боровский Г. Ф., Г. А. Зиновьев, В. Н. Минервин, Н. А. Мордвинов, Н. А. Мосолов, Н. Т. Нечаева, Н. Н. Пельт. (1940). Кормовые растения равнинной Туркмении. Тр. Туркм. оп. ст. по животн., I. — (Бунге) Bunge Al. (1862). Anabasearum revisio. — Вульф Е. В. (1944).

Историческая география растений. — Габбасов А. М. Освоение глинистой пустыни Центрального Казахстана при помощи богарного растениеводства. — Ильин М. М. (1936). Маревые. Флора СССР, VI. — Ильин М. М. (1937). К происхождению флоры пустынь Средней Азии. Сов. бот., 6. — Келлер Б. А. (1923). Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Тр. Гос. селекц. мелиорат. инст., I, Воронеж. — Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. (1950) т. I; (1951) т. II; (1956) т. III. — Крашенинников И. М. (1921). К систематике рода *Artemisia* L. (Естественные циклы рас и видов секции *Seriphidium* Русского Туркестана). Бот. матер. герб. Гл. бот. сада, II, 45—48. — Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и растит. СССР, 2. — Крылов П. (1927—1939). Флора Западной Сибири. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР; сер. «Флора и систематика высших растений», 4. — Павлов Н. В. (1947). Растительное сырье Казахстана. — Павлов Н. В. (1948). Ботаническая география СССР. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 15. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Растительный покров СССР. (1956). Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», II. — Сочава В. Б. (1956). Введение в обзор растительного покрова СССР на основе «Геоботанической карты» М. 1 : 4 000 000. В кн.: Растительный покров СССР. I. — Толмачев А. И. (1958). Ареал вида и его развитие. В кн.: Проблема вида в ботанике, I. — Флора СССР, т.т. I, V, VI, XI, XV, XVIII, XXVI. — Шалыт М. С. (1950). Подземные части некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. «Геоботаника», 6. — Шалыт М. С. (1951). Дикорастущие полезные растения Туркменской ССР.

Ленинградский
государственный университет.

ON THE NORTHERN DISTRIBUTION LIMITS OF THE CHARACTERISTIC COMPONENTS OF THE TURANSKAYA DESERT FLORA

By I. F. Musayev

SUMMARY

It was inferred from the analysis of the northern parts of the dot distribution areas of twenty-six most characteristic species of the Turanskaya Desert flora, including xerophytic wormwoods (*Artemisia* spp.), xerohalophytic *Chenopodiaceae (Salsolaceae)* and a number of representatives of other families, that the northern limit of the Turanskaya province should be regarded as the line running between 52° and 53° North latitudes, via the towns Kamyshin, Marx, Orenburg, Kustanay, the lakes Seletytenghiz and Kulunda and the town Biysk. Then, after an interruption it can be traced in the upper course of the Yenisey.

ТОМ 48 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1963, № 2

П. И. Дорофеев

ТРЕТИЧНЫЕ РАСТЕНИЯ КАЗАХСТАНА

С 2 таблицами и 4 рисунками

(Получено 26 IX 1961)

В работе приводятся результаты изучения небольших образцов пород из естественных обнажений или скважин разных областей Казахстана. Образцы были собраны и доставлены автору для исследований В. В. Лавровым, А. Г. Бер, Л. Ю. Буданцевым, Е. В. Сергиевской, И. В. Васильевым и С. Г. Жилиным.

Образцы были небольшого объема и преимущественно плохого качества, т. е. хорошо сохранившихся остатков в них было очень мало. Возможно, что это обстоятельство в какой-то степени объясняется своеобразием палеокарпологического метода и трудностью для неискушенных отбирать образцы нужного качества. Несомненно также, что в третичных отложениях Казахстана первично было погребено много остатков, но под воздействием более поздних (вплоть до современных) процессов выветривания, засоления и т. п. эти остатки претерпели значительные изменения и просто разрушились до совершенно аморфной массы, характерно окрасившей породу. В образцах нередки кристаллы и друзы гипса, кальцита, ярозита и др. Семена, плоды и веточки, сильно усохли, деформировались и обуглились до гагата с характерным стеклянным блеском на изломе. Даже довольно стойкие мегаспоры азолл во многих случаях превратились в тегмены — тонкие полупрозрачные кутикулярные пленки. Все это является особенностью континентальных третичных отложений Казахстана. Тем не менее, в этой толще встречаются удовлетворительные и даже хорошие остатки растений (мегаспоры, семена, плоды, веточки, шишки), которые нужно собирать и изучать, так как они существенно дополняют имеющиеся данные о третичной флоре этой огромной страны, полученные на основании изучения отпечатков листьев и пыльцы.

Исследовались следующие образцы эоценового и олигоценового возраста.

1. Левый берег р. Улу-Жиланчик, 2 км к северо-западу от могилы Науша Джангильдинского р-на Кустанайской обл. Чиликтинская свита. Сборы С. Г. Жилина 1959 г.:
   Typha elongata Dorof. sp. nov.,
   Scirpus sp.

2. Левый берег р. Улу-Жиланчик, в 1 км ниже по течению от могилы Дюсембай Джангильдинского р-на Кустанайской обл. Чиликтинская свита. Сборы. С. Г. Жилина 1959 г.:
   Stratiotes cf. *websteri* (Br.) Zinnd.,
   Spirematospermum wetzleri (Heer) Chandl.,
   Brasenia turgaica Dorof. sp. nov.,
   Aldrovanda cf. *intermedia* Reid et Chandl.

3. Правый берег р. Тургай, 43 км ниже пос. Тургай Кустанайской обл. Кутанбулакская свита. Сборы С. Г. Жилина 1959 г.:
   Salvinia turgaica Dorof.,
   Marsilea turgaica Dorof. sp. nov.,
   M. tertiaria Dorof. sp. nov.,
   Azolla sp. *1* e sect. *Rhizosperma*,
   Stratiotes sp.,
   Spirematospermum wetzleri (Heer) Chandl.,
   Carpinicarpus longistylus Hikit.,
   Carpolithus rosenkjaeri Hartz.

4. Река Жаман-Каинды, 4 км к северу от пос. Энбеши Амангельдинского р-на Кустанайской обл. ?Кутанбулакская свита. Сборы И. В. Васильева и С. Г. Жилина 1958 г.:

Salvinia turgaica Dorof. sp. nov.,
Azolla turgaica Dorof.,
Typha pusilla Dorof. sp. nov.,
Potamogeton sp.,
Cyperus sp.

5. Возвышенность Кызбель-Тау, севернее Сары-Тургай Амангельдинского р-на Кустанайской обл. Кутанбулакская свита. Сборы А. Г. Бер 1952 г.:
Salvinia turgaica Dorof.,
Azolla nana Dorof.,
Typha maxima Dorof. sp. nov.,
Alisma sp.,
Spirematospermum wetzleri (Heer) Chandl.

6. Правый берег р. Дулыгалы-Жиланчик, 4 км севернее могилы Болаттам Улутауского р-на Карагандинской обл. Сборы И. В. Васильева и С. Г. Жилина 1958 г.:
Salvinia turgaica Dorof.,
Metasequoia sp.,
Glyptostrobus europaeus (Br.) Heer,
Epipremnum cristatum Nikitin var. *turgaicum* Dorof.,
Cornus sp.,
Carpolithus bilobatus Nikitin.

7. Правый берег р. Дулыгалы-Жиланчик у могилы Болаттам Улутауского р-на Карагандинской обл. Сборы В. В Лаврова 1946 г., Л. Ю. Буданцева 1949 г., Е. В. Сергиевской 1952 г., И. В. Васильева 1955 г.:
Salvinia sp.,
Metasequoia disticha (Heer) Miki,
Glyptostrobus europaeus (Br.) Heer,
Taxodium dubium (Sternb.) Heer,
Epipremnum cristatum Nikit. var. *turgaicum* Dorof.,
Spirematospermum wetzleri (Heer) Chandl.,
Hypericum sp.,
Nyssa sp.

8. Река Ишим у с. Покровки Ленинского р-на Северо-Казахстанской обл. Индрикотериевая свита. Сборы Л. Ю. Буданцева 1952 г.:
Salvinia aspera Dorof.,
Alisma sp.,
Lysimachia sp.

9. Левый берег р. Чидерты к востоку от г. Павлодара Павлодарской обл. Скважина 168, гл. 30.0—33.0 м. Чеганская свита. Сборы И. В. Васильева 1957 г.:
Salvinia turgaica Dorof. sp. nov.,
Azolla antiqua Dorof.

10. Река Иртыш у с. Подпуск Лебежинского р-на Павлодарской обл. Индрикотериевая свита. Сборы Л. Ю. Буданцева 1952 г.:
Athrotaxis sp.,
Sciadopitys sp.

11. Левый берег р. Черный Иртыш, около парома, Зайсанская впадина Восточно-Казахстанской обл. Эоцен, 1-ый флороносный горизонт. Сборы Б. А. Борисова 1959 г.:
Azolla sp. *2* e sect. *Rhizosperma*,
Typha lageniculata Dorof. sp. nov.

Часть остатков рассматриваемых флор была описана ранее (Дорофеев, 1955а, 1959б). Ниже описываются новые находки.

Salviniaceae

Salvinia turgaica Dorofeev sp. nov.

Рис. 1, *1—6*

1955а. *Salvinia cerebrata*, Дорофеев, К палеокарпологич. исслед. третичн. фл. Казахстана: 118, табл. I, фиг. 1—5.

Голотип из олигоценовых отложений Жаман-Каинды.

Диагноз. Мегаспоры мелкие, кубаревидные. Верхушка слабо отделена от тела мегаспоры. Поверхность ямчато-морщинистая, белая, блестящая. Массулы крупные, неправильношаровидные, белые, с редкими ямками на поверхности.

Описание. Мегаспоры 0.2—0.3 мм в диаметре, округлояйцевидные, по бокам неправильнogранистые. Верхушка слабо или совсем не обособлена от тела мегаспор, лишь несколько более конически или пирамидально сжатая, с трехлучевым рубцом раскрывания. Оболочка толстая. Внешний слой наиболее толстый, рыхлый, белый. Внешняя поверхность неровная, покрыта короткими, всегда неправильными морщинками и неглубокими, также неправильными ямками, белого или грязно-белого

цвета, блестящая. Отдельные участки против лопастей верхушки имеют неправильноокруглые площадки с шероховатой или матовой поверхностью, без крупных ямок или морщин. Внутренний слой тонкий, коричневатый, блестящий. Массулы (=микроспорангии) неправильношаровидные, обычно сплюснутые до лепешковидных, немного мельче мегаспор, часто находимы в больших скоплениях — целых микросорусах, лишенных оболочки. Иногда массулы плотно облепляют мегаспоры. Поверхность массул неровная, с редкими и неглубокими ямками — вместилищами микроспор. Последние или уже проросли, или трудно отделимы.

Сравнение. Мегаспоры и массулы очень своеобразны и несомненно принадлежат особому виду из секции *Cerebrata*. Мегаспоры этого вида мельче, чем мегаспоры *S. cerebrata* Nikit., поверхность их ямчато-морщинистая, а у типичных мегаспор *S. cerebrata* поверхность покрыта редкими, более крупными продолговатыми морщинками. Описываемые мегаспоры характерны для более древних отложений олигоцена и, по-видимому, эоцена, так как встречаются и в отложениях чеганской свиты. В Западной Сибири мегаспоры этого вида характерны для тавдинских флор (нижний—средний олигоцен), а *S. cerebrata* встречается в Западной Сибири главным образом во флорах лагерносадского типа (новомихайловская свита, средний—верхний олигоцен). Несколько сходные с описываемыми мегаспоры *S. cerebratella* Dorof. были описаны мною из отложений бещеульской свиты р. Иртыша (верхний миоцен). Они крупнее описываемых, с неправильными, довольно мелкими морщинками на поверхности. Описываемый вид очень характерен для олигоцена Казахстана.

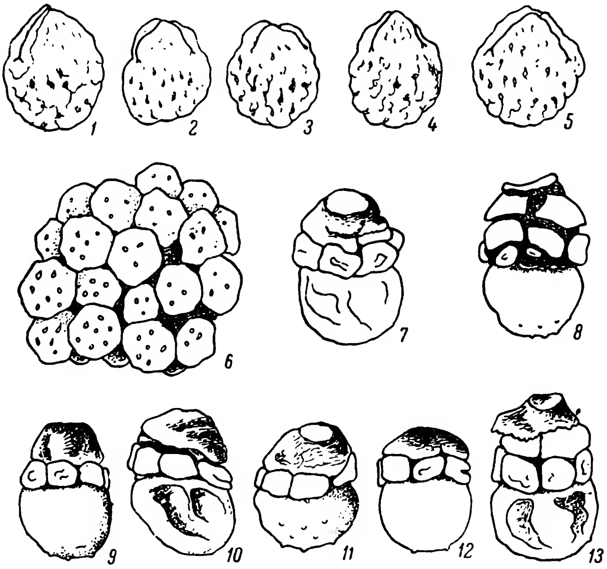


Рис. 1. Мегаспоры *Salvinia* и *Azolla*. (Увел. 80).
1—6 — *Salvinia turgaica* Dorof. sp. nov., Жаман Каинды (*1—5* — мегаспоры; *6* — микросорус); *7—13* — *Azolla* sp. *1* e sect. *Rhizosperma*, мегаспоры, Тургай.

Azollaceae

Azolla sp. *1* e sect. *Rhizosperma*

Рис. 1, *7—13*

Описание. Мегаспоры 0.3—0.4×0.2—0.3 мм, яйцевидные или эллипсоидальные, сильно измятые и рваные. Поплавков у большинства 9, одна мегаспора имеет 15 поплавков, за счет дробления 6 нижних и 3 верхних. Перемычек из губчатой ткани между нижними поплавками, свойственных большей части известных видов этой секции, описываемые мегаспоры не имеют, поплавки у них плотно сомкнуты. Колпачок

у некоторых экземпляров плотный, иногда даже кожистый, подобран к верхушке. У одной мегаспоры имеется зачаточный поясок. Периспорий матовый, шероховатый или с одиночными, довольно крупными бугорками. Массулы не обнаружены.

Сравнение. Мегаспоры сохранились плохо и в небольшом числе, но несомненно, что они принадлежат особому, еще не описанному виду. (См. виды этой секции в работе Дорофеев, 1959б).

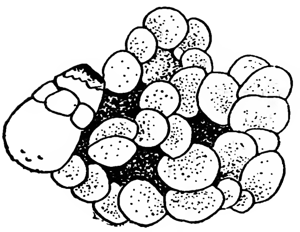


Рис. 2. Мегаспора и мегасорус *Azolla* sp. *2* e sect. *Rhizosperma*, Черный Иртыш. (Увел. 80).

Местонахождение: правый берег р. Тургай, в 40 км ниже пос. Тургай.

Azolla sp. *2* e sect. *Rhizosperma*

Рис. 2

Описание. В коллекции одна мегаспора сильно выветрелая, почти тегмен, 0.25×0.15 мм, яйцевидной формы. Поплавков 9. Нижние поплавки неправильно-прямоугольные, перемычек между нижними парами нет. Периспорий тонкий, с несколькими крупными бугорками в основании. Массулы в больших группах, которых в коллекции несколько штук, по-видимому остатки целых микросорусов. Массулы лепешковидно сплюснутые, без глохидий.

Сравнение. Мегаспора и массулы сходны с таковыми *A. nana* Dorof. из олигоцена Кызбель-тау и *A. turgaica* Dorof. из олигоцена Жаман-Каинды (Дорофеев, 1959б, табл. II, фиг. 7—26). Возможно, особый вид.

Местонахождение: левый берег р. Черной Иртыш, около парома.

Marsileaceae

Marsilea turgaica Dorofeev sp. nov.

Рис. 3, *1—7*

Голотип из олигоценовых отложений правого берега р. Тургай, в 40 км вниз по течению от пос. Тургай.

Диагноз. Мегаспоры крупные, сплюснуто-шаровидные, толстые, на верхушке с небольшой розеткой из 6 спирально загнутых лопастей, прикрывающих небольшое округлое отверстие для ядра. Оболочка двухслойная, толстая, снаружи шероховатая, коричневого цвета. Микроспоры неправильно-округлые. Периспорий толстый, бугорчатый, густо-желтый, образован неправильными столбиками. Экзина тонкая, гладкая, прозрачная; рубец трехлучевой, небольшой.

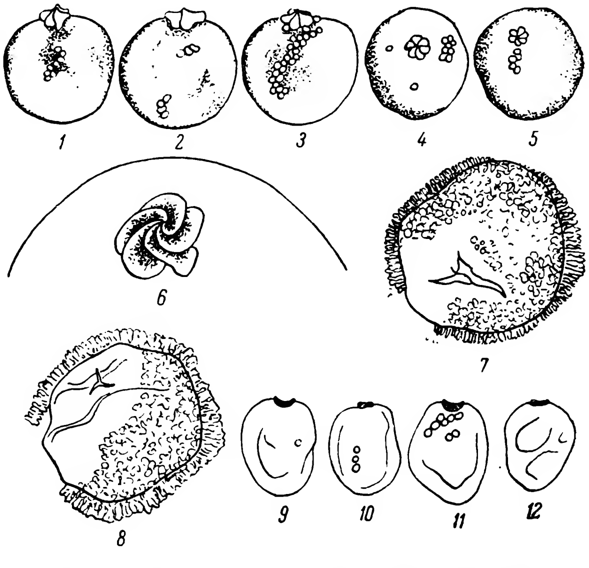


Рис. 3. Мега- и микроспоры видов *Marsilea*.
1—7 — *Marsilea turgaica* Dorof. sp. nov., Тургай (*1—5*—мегаспоры, увел. 30; *6* — верхушка мегаспоры, увел. 80; *7* — микроспора, увел. 160); *8—12* — *Marsilea tertiaria* Dorof. sp. nov., Тургай (*8* — микроспора, увел. 160; *9—12* — мегаспоры, увел. 30).

Описание. Мегаспоры в очертании приблизительно округлые, 0.7—0.9 мм в диаметре, первично, возможно, шаровидные, но при фоссилизации сплюснутые и измятые, но толстые. Верхушка слегка приплюснутая, с небольшим округлой формы отверстием для ядра. Ядро не сохранилось. Отверстие прикрыто сверху характерной розеткой из шести спирально загнутых лопастей. При внимательном обследовании видно, что лопасти образуют группы по две и являются концами трех пластинок треугольной формы, прикрепленных своими медианами к невысокому стержню, поднимающемуся над ядром, а свободные бока их загибаются в сторону по спирали. Пластинки кожистые, сравнительно толстые, светло-коричневые, матовые. Оболочка мегаспор двухслойная; внешний слой толстый, его поверхность при небольшом увеличении кажется матовой, при большом увеличении на ней видны мелкие бугорки, иногда сросшиеся в небольшие группы. Цвет кирпично-коричневый. Внутренний слой тонкий, его поверхность более светлая, блестящая. Микроспоры одиночные, прикрепленные к поверхности мегаспор или в больших скоплениях, отдельно от мегаспор. Микроспоры примерно в 20 раз мельче мегаспор, неправильношаровидные или эллипсоидальные. Периспорий их толстый, густо-желтый, трудно просматриваемый без обесцвечивания. Образован неправильными столбиками, торцы которых образуют бугорки на поверхности. Экзина тонкая, прозрачная, без рисунка. Рубец трехлучевой, трудно находимый, маленький.

Сравнение. Мегаспоры заметно отличаются от известных мне современных и ископаемых мегаспор этого рода, всегда более мелких и эллиптических в очертании. Отверстие и ядро у большинства видов этого рода крупные и не имеют характерной розетки. У видов *Pilularia* верхушка с ядром обычно прикрыта сплошным, довольно большим колпачком иной формы. Мегаспоры рода *Regnellidium* мне не известны. Принадлежность мегаспор роду другого семейства исключается, так как микроспоры описываемого вида одиночные, а не в массулах или в тетрадах. Наличие розетки из трех пластинок на верхушке у описываемых мегаспор очень интересно и несомненно свидетельствует о родстве порядков *Marsileales* и *Selaginellales* — *Isoetales*, так как розетка из трех пластинок у описываемых мегаспор морфологически соответствует рубцу мегаспор разноспоровых плаунообразных.

Marsilea tertiaria Dorof. sp. nov.

Рис. 3, *8—12*

1955в. *Marsilea* sp., Дорофеев, Мэотическая фл. Одессы: 119, табл. II, фиг. 6—10.
1959. *Marsilea* sp., Дорофеев, Мат. к познанию миоц. фл. Ростовск. обл.: стр. 164, табл. I, фиг. 6.

Голотип из олигоценовых отложений правого берега р. Тургай, 40 км ниже г. Тургай.

Диагноз. Мегаспоры эллиптические. Оболочка толстая, снаружи матовая, светло-коричневая, внутри более светлая, гладкая, блестящая. Ядро линзовидное, вогнутое, расположенное в выемке на верхушке, темно-коричневое. Микроспоры одиночные, неправильноокруглые; периспорий толстый, бугорчатый, желтый, образован неправильными столбиками; экзина тонкая, прозрачная, без рисунка; рубец трехлучевой, небольшой.

Описание. Мегаспоры 0.6—0.8×0.3—0.5 мм, первично эллипсоидальные, при фоссилизации сплюснутые, вогнутовыпуклые. На верхушке имеется овальная выемка для ядра, наибольшая ширина ее — до 1/4 от ширины мегаспоры. Ядро первично линзовидное, при фоссилизации сильно сплюснутое, края его загнуты наружу. Содержимое ядра не сохранилось. Оболочка мегаспоры толстая, двухслойная. Наиболее толстый внешний слой. Поверхность матовая, светло-коричневая. Внутренний слой тонкий, поверхность его более светлая, гладкая, блестящая. Содержимое полости мегаспоры не сохранилось. Микроспоры одиночные, прикреплены к поверхности мегаспор, примерно в 15—17 раз мельче мегаспор, неправильношаровидные или эллипсоидальные. Периспорий толстый, светло-желтый, прозрачный, легко разрушается и отделяется от поверхности экзины. Структурные элементы периспория свободные, в виде неправильных столбиков, перетянутых в середине или на концах. Торцы столбиков образуют бугорки поверхности. Экзина тонкая, прозрачная, без рисунка. Рубец трехлучевой, небольшой, трудно отыскиваемый.

Сравнение. Мегаспоры и микроспоры описываемого вида очень сходны с таковыми, описанными из мэотиса Одессы (Дорофеев, 1955в) и миоцена Ростовской обл. (Дорофеев, 1959а); последние немного мельче, чем описываемые и одесские. Вид вымерший, сильно отличающийся более крупными мегаспорами от современных видов Флоры СССР. Несомненно, растение с субтропическими или тропическими связями.

Taxodiaceae

Metasequoia disticha (Heer) Miki

Табл. 1, *2—14*

Описание. В коллекциях 2 шишки, одно семя и много обломков веточек. Шишки 17×13 и 15×10 мм, эллипсоидальные, одна из них сильно сплюснута и без черешка, вторая не сплюснута и на коротком черешке. Чешуи в числе 21—22, расположены в 4 продольных ряда. Щитки вытянуто-ромбические, линзовидные. в средней части шишек правильные, к основанию и верхушке асимметричные. Середины их двугранновогнутые, шипа и бугорка в центре нет. Край ровный, поверхность гладкая.

Семя крупное, сердцевидное. Микропилярный конец острый, место прикрепления в выемке, овальное. Крылья кожистые, тонкие, широкие, возвышаются над местом прикрепления. Веточки короткие, главным образом опадающие. Листья плоские, тонкие, на верхушках слабо закрученные, возможно слабо зубчатые, в основании сужены в короткий черешок, располагаются супротивно, по виду двурядно (веточка плоская), в действительности же в 4 ряда, но вследствие скручивания участков стержня веточек образуется 2 ряда листьев, а на стержне образуются косые линии низбегания.

Сравнение. Шишки и веточки описываемых коллекций вполне соответствуют диагнозу этого вида, семя же какое-то странное, возможно — уродливое.

Местонахождения: правый берег р. Дулыгалы-Жиланчик, район могилы Болаттам.

Typhaceae

Typha maxima Dorofeev sp. nov.

Табл. I, *35—38*; рис. 4, *14—16*

1955. *Typha* sp., Дорофеев, К палеокарполог. исслед. третичн. фл. Казахстана : 123, табл. II, фиг. 3—8.

Голотип из олигоценовых отложений возвышенности Кызбель-тау.

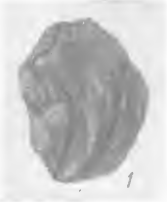
Диагноз. Семена 0.9—1.4×0.3—0.6 мм. Верхушка в 2 раза у́же наибольшей ширины семян.

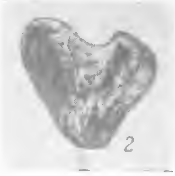
Описание. Тегмены сигаровидные, довольно правильные, плоские, равномерно раздутые. Ножка короткая, клиновидная. Верхушка горизонтально срезанная с толстоватой, легко выпадающей крышечкой, примерно в 2 раза более узкой, чем наибольшая ширина семени.

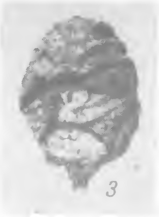
Сравнение. Семена этого вида отличаются большой величиной, умеренно раздутой формой. По-видимому, к этому же виду относятся семена, описанные из олигоцена Бэмбриджа в Англии под названием *T. latissima* A. Br. (Reid a. Chandler, 1926 : 60, pl. III, fig. 4—11). Под этим же названием обычно определялись все семена этого типа из олигоцена Казахстана и Западной Сибири. Название *T. latissima* A. Br. было впервые применено к отпечаткам листьев этого рода (тип этого вида очень не ясен) и в дальнейшем применялось к отпечаткам листьев из отложений от эоцена до плиоцена. На отпечатках обычно представлены обрывки листьев, практически, по-видимому, не различимые, так как даже многие современные виды этого рода с широкими листьями различаются по ширине листьев очень условно. Как показывают наблюдения, семена этого рода из третичных отложений СССР при большом сходстве общей формы различаются в деталях. Для плиоценовых отложений Русской равнины (Воронежская обл., Башкирия) мною были описаны очень

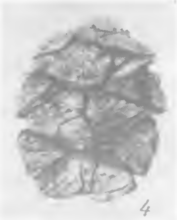
Таблица I

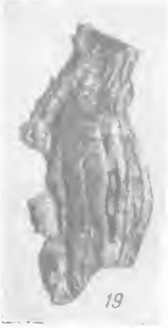
1 — *Athrotaxia* sp., семя (увел. 5), Подпуск; *2—14* — *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, (*2* — семя, увел. 5; *3—4* — шишки, увел. 1.3: *5—14* — веточки (увел. 4), Болаттам; *15—18* — *Taxodium dubium* (Br) Heer., веточки (увел. 4), Болаттам; *19—26* — *Glyptostrobus europaeus* (Br.) Heer. (19 — семя, увел. 5; *20—26* — веточки, увел. 4), Болаттам; *27—30* — *Typha pusilla* Dorof. sp. nov., тегмены (увел. 10), Жаман-Каинды; *31—34* — *Typha elongata* Dorof. sp. nov., тегмены (увел. 10), Науш: *35—38* — *Typha maxima* Dorof. sp. nov., тегмены (увел. 10), Кызбель-тау; *39—46* — *Typha lageniculata* Dorof. sp. nov., тегмены (увел. 10), Черный Иртыш.

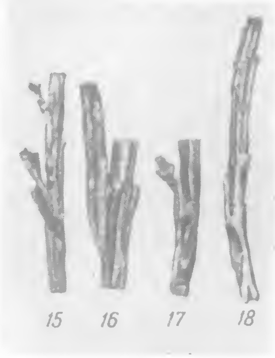

1

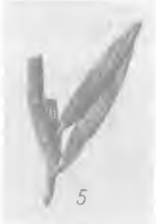

2

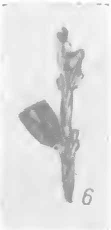

3

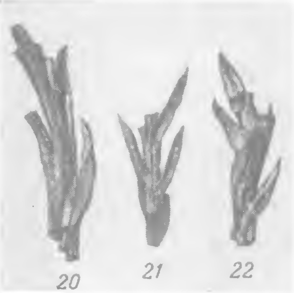

4

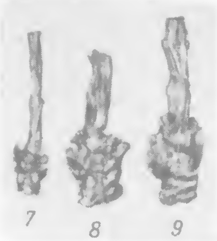

19

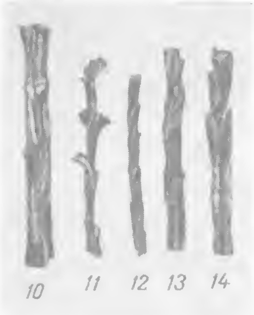

15
16
17
18

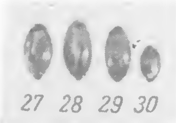

5

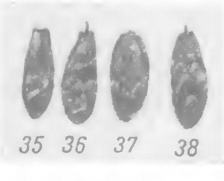

6

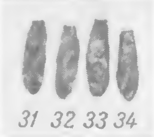

20
21
22

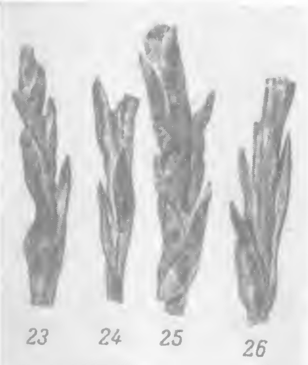

7
8
9

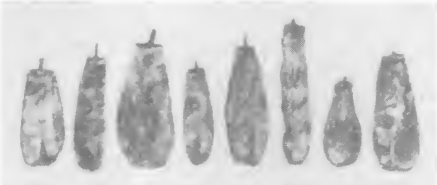

10
11
12
13
14

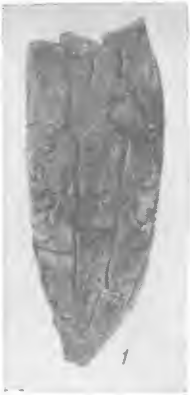

27
28
29
30

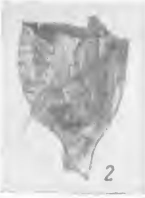

35
36
37
38

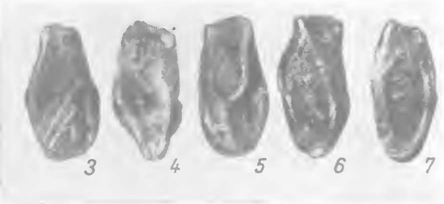

31
32
33
34

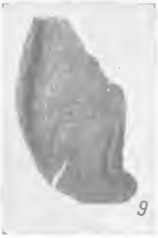

23
24
25
26

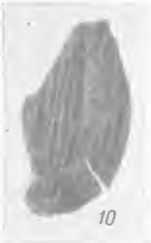

39
40
41
42
43
44
45
46

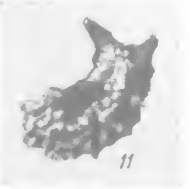

1

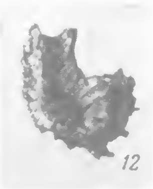

2

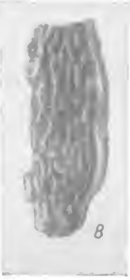

3
4
5
6
7

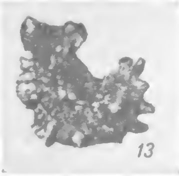

9

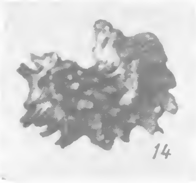

10

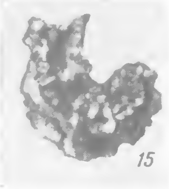

11

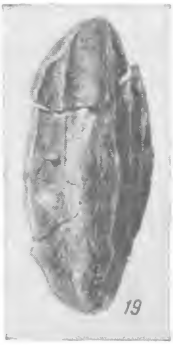

12

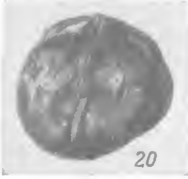

8

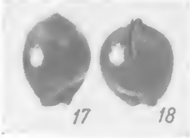

13

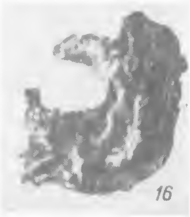

14

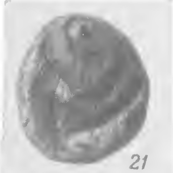

15

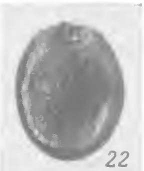

19

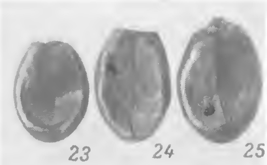

20

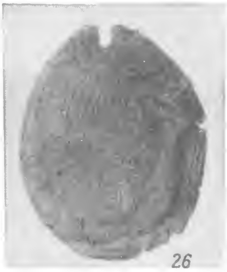

17
18

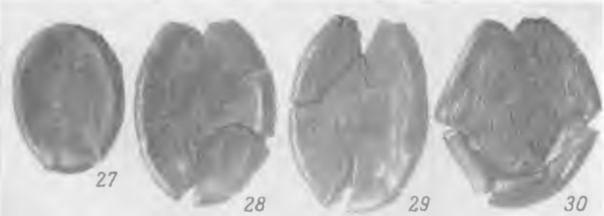

16


21


22


23
24
25


26


27
28
29
30

своеобразные семена *T. pliocenica* Dorof. (Дорофеев, 1960). Очень сходные с последними по общему типу, но, возможно, уже принадлежащие другому виду, семена встречаются в верхнемиоценовых отложениях р. Иртыша (бещеульская свита). В нижне-среднемиоценовых отложениях Западной Сибири и в сармате Украины и Дона встречаются узкие и длинные семена, сходные с семенами *T. elongata* Dorof., описываемыми в настоящей работе. Описываются семена еще трех видов, достаточно четко различающиеся между собою. Дальнейшими исследованиями ископаемых семян этого рода будет несомненно выявлено еще много новых видов для третичных отложений СССР. Современные семена нескольких (но не всех) современных видов, бывших в моем распоряжении, различаются между собою незначительно. Из них с семенами описываемых видов наиболее сходны семена современных видов с широкими листьями. Их семена сравнительно узки, главным образом крупнее ископаемых. Ископаемые семена даже из третичных отложений СССР различаются между собою более резко, и это обстоятельство с несомненностью свидетельствует о том, что в третичной флоре СССР было гораздо больше видов в сравнении с небольшим числом выявленных.

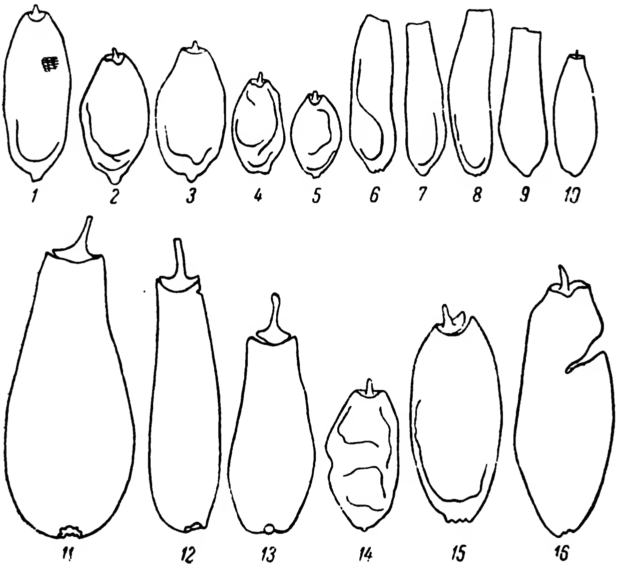


Рис. 4. Тегмены видов *Typha*. (Увел. 10).

1—5 — *Typha pusilla* Dorof. sp. nov., Жаман-Каинды; *6—10* — *Typha elongata* Dorof. sp. nov., Науш; *11—13* — *Typha lageniculata* Dorof. sp. nov., Черный Иртыш; *14—16* — *Typha maxima* Dorof. sp. nov., Кызбель-тау.

Typha pusilla Dorofeev sp. nov.

Табл. I, *27—30*; рис. 4, *1—5*

Голотип из олигоценовых отложений Жаман-Каинды.

Диагноз. Семена 0.6—1.0×0.2—0.4 мм. Верхушка в 3 раза уже наибольшей ширины семян.

Таблица II

1—7 — *Spirematospermum wetzleri* (Heer) Chandl. (*1—2* — плоды, увел. 1.3; *3—7* — семена, увел. 1.5), Болаттам; *8* — *Stratiotes cf. websteri* (Br.) Zinnd., обломок семени (увел. 8), Дюсембай; *9—10* — *Stratiotes* sp., обломки семян (увел. 8), Дюсембай; *11—16* — *Epipremnum cristatum* Nikit. var. *turgaicum* Dorof., семена (увел. 8), Болаттам; *17—18* — *Aldrovanda* cf. *intermedia* Reid et Chandl., семена (увел. 8), Дюсембай; *19* — *Nyssa* sp., эндокарп (увел. 3), Болаттам; *20* — *Cornus* sp., эндокарп (увел. 3), Болаттам; *21—30* — *Brasenia turgaica* Dorof. sp. nov., семена (увел. 8), Дюсембай.

Описание. В коллекции только тегмены сигаровидной, почти овальной формы, правильные, плоские, в основании на толстой и короткой ножке. Верхушка узкая, в 3 раза и более у́же наибольшей ширины. Крышечка округлая, редко выпадающая с коротким и толстоватым столбиком. Тегмены светло-желтые, прозрачные, блестящие. На их поверхности отпечатались мелкие, прямоугольные, поперек ориентированные клетки внешнего слоя кожуры, расположенные в более или менее правильных продольных рядах.

Сравнение. Семена описываемого вида заметно отличаются небольшой величиной, сильной раздутостью в середине или в нижней половине, довольно правильной формой, толстоватой, хорошо заметной ножкой и очень небольшой верхушкой, в 3 раза и более узкой, чем наибольшая ширина семян. По-видимому отличаются у них и клетки внешних, несохранившихся слоев кожуры; судя по отпечаткам, они очень мелкие и густо расположенные.

Typha elongata Dorofeev sp. nov.

Табл.. I, *31,—34;* рис. 4, *6—10*

Голотип из олигоценовых отложений левого берега р. Улу-Жиланчик, близ могилы Науша.

Диагноз. Семена 0.9—1.1×0.2—0.3 мм, узкие. Верхушка в 1.5—2 раза у́же наибольшей ширины семян.

Описание. Тегмены продолговатые, узкие, чаще неправильные, в оси согнутые. Основание клиновидное, реже вытянуто-закругленное с короткой небольшой ножкой. Верхушка горизонтально или косо срезана, не более чем в 2 раза у́же наибольшей ширины семени. Крышечка округлая, легко выпадающая, так как редко сохраняется.

Сравнение. Семена этого вида отличаются небольшой величиной и продолговатой формой. По-видимому, этот же вид представлен в миоценовых отложениях Украйны (Дорофеев, 1955б : 152, табл. II, фиг. 11—12). Сходные с описываемыми семена встречаются в миоценовых отложениях Западной Сибири. Несомненно особый, узкосемянный вид.

Typha lageniculata Dorofeev sp. nov.

Табл. I, *39,—46;* рис. 4, *11—13*

Голотип из эоценовых отложений р. Черный Иртыш.

Диагноз. Семена 1.0—2.0×0.2—0.8 мм, основание сильно раздуто и закруглено, без ножки. Верхушка в 1.5—2 раза у́же наибольшей ширины семян. Крышечка толстая, с длинным столбиком.

Описание. В коллекции представлены главным образом тегмены — внутренние, прозрачные слои кожуры семян. Они всегда несколько согнуты в оси и асимметричны, плоские, в нижней половине или в самом основании сильно раздуты, в верхней сужены или слабо перетянуты в горлышко. Ножки нет, рубчик маленький, округлый, в середине закругленного основания, иногда в выемке. Верхушка горизонтально или косо срезана, прикрыта округлой, довольно толстой крышечкой с длинным, иногда булавовидно раздутым столбиком. Внешне слои кожуры сохранились плохо. На нескольких экземплярах, однако, имеется довольно толстый, в основном аморфный слой густо-коричневого цвета, на котором видны мелкие, почти квадратные клетки, расположенные в кривых продольных рядах.

Сравнение. Семена описываемого вида резко отличаются от семян других современных и ископаемых видов большой величиной, сильно раздутой нижней половиной, отсутствием ножки (плоды сидячие), толстоватой крышечкой и длинным столбиком. Очень интересный и несомненно архаичный вид.

Araceae

Epipremnum cristatum Nikitin var. *turgaicum* Dorof. var. nov.

Табл. II, *11—16*

Описание. Семена 2.0—2.2×1.8—2.3 мм, согнутые, толстые. Микропилярный конец приподнят, халазовый загнут. Внутренняя вогнутая сторона семян имеет ложбинку, внутри которой находится рубчик; края ложбинки приподняты и сжаты до острых. Внешняя, выпуклая сторона семян несет крупные бугорки, расположенные в 3 ряда, основания бугорков соединены тонкими перемычками, которые образуют почти гребни. На боках имеются округлые или овальные ямки.

Сравнение. Типичные семена этого, главным образом олигоценового вида, известного из отложений Зап. Сибири и Европы, крупнее и толще, а в остальном очень сходны с описываемыми.

Местонахождения: р. Дулыгалы-Жиланчик, могила Болаттам.

Cabombaceae

Brasenia turgaica Dorofeev sp. nov.

Табл. II, *21—30*

Голотип из олигоценовых отложений правого берега р. Улу-Жиланчик близ могилы Дюсембай.

Диагноз. Семена различные по величине (от крупных до мелких), овальные, с небольшой крышечкой. Кожура умеренно толстая. Поверхность черного цвета, без бугорков, гладкая или с тонким рисунком из невысоких продольных бороздок. Клетки поверхности мелкие, контуры их неясные, середины впалые.

Описание. Семена 1.7—4.0×1.1—3.2 мм, в очертании овальные, слабо или сильно сплюснутые. Крышечка маленькая, помещается в незначительном углублении на верхушке, усеченноконическая, на верхушке с центральной выемкой для микропиле, от которого в сторону отходит неглубокая и короткая ложбинка, ведущая к округлому, всегда боковому рубчику, приподнятому на невысоком пеньке. Крышечка легко выпадает, оставляя округлое отверстие, ведущее в полость семени. Кожура на изломе столбчатая, умереннотолстая. Бока столбиков ребристы, поэтому их торцы имеют петлевидный контур. Поверхность семян черного цвета, блестящая, гладкая или тонко скульптированная: клетки поверхности имеют высокие и толстые стенки; особенно утолщены продольные участки стенок, которые сливаются в сплошные или прерывистые продольные ряды, образуя невысокие бороздки. Середины клеток впалые. Бугорков на поверхности нет почти у всех экземпляров.

Сравнение. Описываемые семена сходны с семенами *B. ovula*(Br.) Reid et Chandl.— вида, широко распространенного в палеогене Западной Европы, особенно Англии. Семена этого вида также разновелики, имеют маленькую крышечку, умереннотолстую кожуру, но поверхность их более гладкая.

Droseraceae

Aldrovanda cf. *intermedia* Reid et Chandl.

Табл. II, *17—18*

1926. Reid a. Chandler, The Bembridge flora : 113, pl. VI, fig. 27—29.

Описание. В коллекции два семени 1.2×1.0 мм, эллипсоидальные, первично раздутые, в основании суженные в продолговатую шейку, на верхушке с высоким, слегка скошенным в сторону халазовым бугорком, от которого по поверхности к основанию проходит хорошо заметная бороздка — след проводящего пучка, лежащего между слоями кожуры. Кожура из двух, легко отделяющихся слоев, образованных столбчатыми клетками. Внешний слой смоляно-черный, непрозрачный. Внутренний слой коричневатый, слегка просвечивающий. Внешняя поверхность черного цвета, сильно блестящая, покрыта невысокими бугорками — выпуклыми торцами столбиков внешнего слоя кожуры.

Сравнение. Семена данной коллекции сходны с первоописанными, хотя шейка у них несколько коротковата, а халазовый бугорок невысок, однако след проводящего пучка очень отчетлив на обоих семенах, кожура толстая, поверхность с хорошо заметными бугорками.

Местонахождение: правый берег р. Улу-Жиланчик, близ могилы Дюсембай.

Nyssaceae

Nyssa sp.

Табл. II, *19*

Описание. Эндокарп 12.0×5.0 мм, продолговатоовальный, слабо сплюснутый, несколько деформированный, в сечении первично треугольный. Концы сужены, на микропилярном (на фотографии нижнем) конце имеется небольшой сосцевидный бугорок. Бока ребристы, ребра острые, местами крылатые. Гнезд, по-видимому, 4, из них одно стерильное, но створок близ места прикрепления (на фотографии верхний конец) наблюдать нельзя, так как эндокарп в состоянии гагата и поверхность заплавлена лигнитом. На поверхности видны тонкие, местами ветвящиеся проводящие пучки, проходящие продольно. Цвет смоляно-черный, излом стенок стеклянноблестящий.

Сравнение. Описанный эндокарп принадлежит какому-то виду из группы вымерших видов этого рода с многогнездными (по 2—4 в каждом) плодами, известных из эоцена и олигоцена Европы и Западной Сибири. Ни с одним из известных ископаемых видов по эндокарпам описываемый точно не совпадает и, возможно, принадлежит особому виду из этой группы. Среди современных видов этого рода аналогичных по плодам видов нет. Наиболее близкими к этой вымершей группе видов являются современные североамериканские виды N. *uniflora* Wand. и N. *capitata* Walt.; из них первый имеет по 2 гнезда с одной стороны и редкие, местами крылатые ребра, а второй — по 2—4 гнезда и очень частые, неравномерно распределенные, по краю узкокрылатые ребра.

Местонахождение: правый берег р. Дулыгалы-Жиланчик у могилы Болаттам.

Cornaceae

Cornus sp.

Табл. II, *20*

Описание. Эндокарп 2.3×2.7 мм, эллиптический, слегка сплюснутый с боков, но толстый, в оси скошен. Гнезд 2, разделенных стенкой, место которой обозначено на поверхности неглубокой ложбинкой, проходящей по большому кругу. Верхушка выровнена, небольшой микропилярный бугорок поднимается из ложбинки. Основание закруглено, со слабо обособленным местом прикрепления. Поверхность матовая, гладкая, с косодуговидными, двойными ложбинками, проходящими от основания к верхушке, — следы проводящих пучков. Цвет черный, излом стеклянноблестящий.

Сравнение. Описываемый эндокарп принадлежит виду, близкому к современным *C. stolonifera* Michx. и *C. alba* L., особенно к первому. От эндокарпов *C. gorbunovii* Dorof., широко распространенного вида в олигоцене и миоцене Западной Сибири, описываемый отличается большей округлостью и большей толщиной. Эндокарпы *C. gorbunovii* всегда более широкие, более сплюснутые до почти плоских и более сильно скошены в сторону.

Местонахождение: правый берег р. Дулыгалы-Жиланчик, 3 км севернее могилы Болаттам.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1955а). К палеокарпологическим исследованиям третичной флоры Казахстана. Матер. по ист. фауны и флоры Казахст., I. — Дорофеев П. И. (1955б). Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга.

Тр. БИН АН СССР, сер. I, 11. — Дорофеев П. И. (1955в). Мэотическая флора из окрестностей Одессы. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 11. — Дорофеев П. И. (1959а). Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской обл. Пробл. ботан., IV. — Дорофеев П. И. (1959б). О новых видах *Azolla* для третичной флоры СССР. Бот. журн., 12. — Дорофеев П. И. (1960). О плиоценовой флоре Башкирского Предуралья. Вопр. геолог. вост. окраины Русск. платформы и Южн. Урала, 5. Уфа. — Reid E. M. a. M. E. J. Chandler. (1926). The Bembridge flora. Cat. Cainozoic plants. British Mus. (Nat. hist.), 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

TERTIARY PLANTS OF KAZAKHSTAN

By P. I. Dorofeev

SUMMARY

This paper comprises a description of eleven small floras from different districts of Kazakhstan. Floras Nos. 1—10 are of Oligocene age, while № 11 is Eocene. Among the forms identified there are some new species and a variety that are described in this work.

ТОМ 48 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1963, № 2

М. П. Солнцева

НАСЛЕДОВАНИЕ ТИПА ПОЛА ЦВЕТКА В F_1 ПРИ МЕЖСОРТОВЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ КРУПНОПЛОДНОЙ ЗЕМЛЯНИКИ

(Получено 24 III 1962)

Род *Fragaria* привлекает большое внимание ученых, рассматривающих вопросы наследования и развития пола у растений. Корренс (Correns, 1926), один из основателей учения об определении пола у растений, использовал этот род в качестве объекта для исследования именно потому, что в нем имеется большое разнообразие половых форм.

Объектом данного исследования является садовая крупноплодная земляника *Fragaria ananassa* Duch. Морфологически у нее обычно различают следующие три типа цветка: 1) женский тип — в цветке имеются хорошо развитые функционирующие пестики и нефункционирующие тычинки; 2) мужской тип — в цветке хорошо развиты и выполняют свою физиологическую функцию только тычинки; 3) гермафродитный тип — в цветке одинаково хорошо развиты и полностью функционируют тычинки и пестики. Между этими тремя основными типами цветков земляники имеется большое разнообразие переходных форм, которые подробно описаны Шиманн (Schiemann, 1930, 1931).

Современные производственные сорта земляники обладают только обоеполыми (гермафродитными) цветками или только женскими (пестичными) цветками. Сортов с мужскими цветками в производстве нет, хотя они раньше существовали и служили опылителями женских цветков других сортов. Теперь эту функцию с успехом выполяют растения современных гермафродитных сортов, дающих большое количество пыльцы и хороший урожай своих плодов.

Некоторые авторы (Anthony, 1917; Cummings a. Jenkins, 1923, и др.) делят типы цветков земляники на совершенные, т. е. имеющие в цветке и тычинки, и пестики, несовершенные — только с пестиками и полусовершенные — цветки, у которых хотя наряду с пестиками и имеются тычинки, но в них так мало образуется пыльцы, что они неспособны к самоопылению. Однако трудно судить, что для земляники является более совершенным — обоеполость или раздельнополость, к тому же эти термины не отражают морфологической сущности типов цветка и только создают дополнительную путаницу в терминологии. Поэтому лучше придерживаться первой классификации половых типов цветка.

Генетически все морфологически различающиеся формы цветков делятся на два типа: гетерогаметичный (женские растения) и гомогаметичный (мужские и гермафродитные растения). Это положение установлено в ряде работ: Валло (Valleau, 1918, 1923), Корренса (Correns, 1928), Кюна (Kühn, 1930), Шиманн (Schiemann, 1930, 1931), Розановой (1935), Федоровой (1935, 1946) и др. Этими работами показано, что род *Fragaria* является единичным примером женской гетерогаметичности у растений. По теории Корренса (1928) женские растения имеют генетическую формулу $AAGGZZ\gamma\alpha$, мужские — $AAGGZZ\alpha\alpha$, где A — фактор развития андроцея, G — фактор развития гинецея, Z — фактор-комплекс (места и времени развития A и G), факторы α и γ — реализаторы пола (α — мужского пола, γ — женского, причем $\gamma > \alpha$, т. е. γ сильнее α).

В 1930 г. Кюн предложил несколько изменить формулу пола в отношении вторичных гермафродитов, отразив в ней возможность ослабления силы действия реализатора мужского пола до нулевой потенции ($\alpha \rightarrow \alpha_0$). В таком случае у генетически мужских форм возможно развитие женских органов, и цветок становится гермафродитным ($AAGGZZ\alpha_0\alpha_0$). От скрещивания таких гермафродитных форм с раздельнополыми мужскими ($AAGGZZ\alpha\alpha$) ожидаются только мужские потомки ($AAGGZZ\alpha\alpha_0$), если $\alpha > \alpha_0$; от скрещивания женских с гермафродитными — женские ($AAGGZZ\gamma\alpha_0$) и мужские ($AAGGZZ\alpha\alpha_0$). Формулой Кюна легко объясняется соотношение 1 : 1 гермафродитных и женских форм растений при скрещивании пестичных сортов *F. ananassa* с обоеполыми (Anthony, 1917; Valleau, 1923; Кашичкина, 1948; Ворончихина, 1951; Солнцева, 1956, 1957). При таких скрещиваниях мы имеем следующую картину:

$$\begin{array}{c} AAGGZZ\alpha_0\gamma \times AAGGZZ\alpha_0\alpha_0 \\ \downarrow \\ AAGGZZ\alpha_0\alpha_0,\ AAGGZZ\alpha_0\alpha_0,\ AAGGZZ\alpha_0\gamma,\ AAGGZZ\alpha_0\gamma \\ 1\text{♀} \qquad\qquad : \qquad\qquad 1\text{♀} \end{array}$$

При скрещивании двух гермафродитных сортов и при самоопылении получаются преимущественно гермафродитные формы (Cummings a. Jenkins, 1923). Однако при таких скрещиваниях появляется некоторое количество пестичных форм (Anthony; 1917; Valleau, 1923 г.), иногда их даже довольно много. Это удивительное явление, которое не находит объяснения при предположении гомогаметичности гермафродитов, еще раз подчеркивает, что в наиболее распространенной концепции определения пола у земляники очень много невыясненных вопросов, следовательно, распространенная в настоящее время гипотеза не является достаточно удовлетворительной и требует дальнейшего экспериментального исследования.

Для разрешения вопроса о наследовании пола у земляники был бы весьма эффективным прямой генетический анализ путем реципрокных скрещиваний, получения инцухт-линий и т. д. Исследования такого рода не входили в задачу нашей работы. Однако имеющиеся в нашем распоряжении факты представляют, с нашей точки зрения, интерес для дальнейшей разработки теории пола, и в настоящей статье будут изложены результаты, полученные при изучении наследования типа пола цветка в первом гибридном поколении от межсортовых скрещиваний. Этот вопрос постоянно привлекает большое внимание селекционеров, работающих с этой культурой. Особое значение F_1 в селекционной работе с земляникой связано с большой гетерозиготностью родительских сортов, дающих при скрещивании в первом же поколении богатый материал для отбора.

Материал и методика

В качестве исходных материнских форм были выбраны два сорта *Fragaria ananassa* Duch. — 'Комсомолка' и 'Поздняя из Леопольдсгалля'. Оба сорта имеют женский тип цветка, пестики их хорошо развиты, пыльники превратились в стаминодии и совершенно не дают пыльцы. В качестве отцовских форм были выбраны гермафродитные сорта 'Негритенок', 'Успех', 'Мысовка' и 'Поздняя из Павловска', которые имеют наряду с фукционирующими пестиками развитые пыльники с нормальной жизнедеятельной пыльцой. Проводилось также опыление смесью пыльцы сортов 'Негритенок', 'Успех', 'Мысовка' смесь 'НУМ'.

Гибридные семена были получены в 1952 г. В марте 1954 г. гибридные семена высевались в теплице в ящики с парниковой землей. Всходы появились в конце апреля. Пикировка в парники проводилась в июле, когда у сеянцев было 3—4 настоящих листа. В августе того же года часть гибридов была высажена в гряды, другая часть гибридов высаживалась в гряды в мае следующего года. В 1955 г. часть гибридов зацвела (сообщение о типе цветка у гибридов земляники в первый год цветения было опубликовано ранее — Солнцева, 1956). В пору полного плодоношения гибриды вступили в 1956 г., именно в этом году и проводилось изучение типа цветка у гибридов первого поколения. Тип цветка устанавливался морфологически, по наличию пестиков, тычинок или стаминодий.

Половой тип цветка у гибридов первого поколения

Среди полученных гибридов как в первый, так и во второй год цветения были растения с пестичными и с гермафродитными цветками.

В среднем по всем гибридам, материнской формой которых был сорт 'Комсомолка', количество экземпляров с пестичными и гермафродитными цветками было почти одинаково и составляло отношение 1 : 1 (табл. 1). Тем не менее, у гибридов, полученных от разных отцовских сортов, имеется неодинаковое соотношение растений с гермафродитными и с пестичными цветками. Так, у гибридов сорта 'Комсомолка' с сортом 'Негритенок' растений с обоеполыми цветками в первый год цветения было больше, чем с пестичными (с достоверностью $B < 0.02$ при вычислении по методу χ-квадрат). Однако во второй год цветения, когда было больше цветущих растений, увеличилось количество пестичных экземпляров; *B* стало равнятся 0.05, но все же еще возможно утверждать, что растений с обоеполыми цветками у гибридов от этого скрещивания больше, чем с пестичными.

ТАБЛИЦА 1

Наследование полового типа цветка у гибридных сеянцев земляники сорта 'Комсомолка'

Отцовский сорт	Количество цветущих растений	Из них с обоеполыми цветками		Из них с пестичными цветками		χ^2
		в шт.	в %	в шт.	в %	
Первый год плодоношения						
'Негритенок'	430	241	56.0±3.2	189	44.0± 3.7	5.8
'Успех'	630	297	47.1±2.8	333	52.8± 2.7	2.1
'Мысовка'	43	30	69.7±8.3	13	30.2±12.7	6.6
Смесь 'НУМ'	103	40	38.8±7.7	63	61.1± 6.1	2.2
Свободное опыление	154	69	44.8±6.2	85	55.2± 5.4	1.6
	1360	677	49.7±1.9	683	50.2±1.9	0.01
Второй год плодоношения						
'Негритенок'	535	290	54.2±2.9	245	45.8±3.1	3.8
'Успех'	855	401	46.9±2.4	454	53.1±2.3	3.2
'Мысовка'	76	52	68.5±6.4	24	31.5±9.5	10.4
Смесь 'НУМ'	241	102	42.4±4.8	139	57.6±4.2	4.7
Свободное опыление	201	90	44.7±4.9	111	55.2±4.4	1.8
	1908	935	49.0±1.6	973	51.0±1.6	0.8

У гибридов 'Комсомолка × Мысовка' как в первый, так и во второй год цветения растений с гермафродитными цветками больше ($B < 0.01$), чем с женскими, причем последних в два раза меньше, чем первых. У гибридов 'Комсомолка × смесь НУМ' во второй год цветения, когда цвело наибольшее количество гибридных сеянцев, тоже нарушено отношение 1 : 1 — обнаружено больше женских экземпляров ($B < 0.05$ и $B > 0.02$). Только у гибридов 'Комсомолка × Успех' и у 'Комсомолки' при свободном опылении было одинаковое количество растений с женскими и обоеполыми цветками (1 : 1).

Таким образом, мы видим, что различие половых форм у гибридов оказалось зависимым от того, какой сорт был взят в качестве отцовского. Так, гибриды, полученные от отцовского сорта 'Мысовка', при наиболее полном цветении сеянцев во второй год достоверно отличаются по полу от гибридов всех других комбинаций скрещиваний: от гибридов, полученных от отцовского сорта 'Успех' ($B < 0.01$), отцовского сорта 'Негритенок' ($B > 0.05$ и $B > 0.02$), от гибридов комбинации 'Комсомолка × × смесь НУМ' ($B < 0.01$) и от свободного опыления ($B < 0.01$). У гибридов, полученных от отцовского сорта 'Мысовка', преобладают растения с гермафродитными цветками.

Гибриды от отцовского сорта 'Негритенок' тоже достоверно отличаются, но не так сильно, как гибриды 'Комсомолка × Мысовка', по количеству экземпляров с женскими и обоеполыми цветками от всех других комбинаций скрещивания. Отцовский сорт 'Негритенок' тоже способствует появлению среди гибридов большого количества растений с гермафродитными цветками.

У гибридов сортов 'Комсомолка' и 'Успех' больше растений с женскими цветками, чем у ее гибридов от 'Негритенка' и 'Мысовки' (в обоих случаях $B < 0.01$), и отношение растений с пестичными цветками к гибридам с гермафродитными цветками приближается к соотношению 1 : 1.

Среди сеянцев 'Комсомолки' у двух растений были обнаружены только мужские цветки, которые имели хорошо развитые тычинки, но пестики их не функционировали, и они не завязали ни одной, даже уродливой ягоды. Появление мужских форм при скрещивании пестичных сортов с гермафродитными у земляники, очевидно, происходит очень редко, так как это не было отмечено ни одним автором.

Из всего вышеизложенного можно сделать вывод, что, несмотря на казалось бы одинаковые по половому типу цветка скрещивания двух форм (при одном и том же материнском сорте 'Комсомолка'), все же в первом поколении в наследовании пола имеются достоверные различия, зависящие от того, какой сорт берется в качестве отцовского. Это позволяет считать, что предложенная Кюном общая генетическая формула полового типа цветка земляники недостаточно полно отражает существо данного явления. При образовании сортов с гермафродитными цветками растения сорта-клона приобретают разнообразные изменения генетического характера. Поэтому сорта земляники различаются между собой в отношении наследования пола.

У гибридов при скрещивании 'Комсомолка × Мысовка' отношение растений с гермафродитными цветками к растениям с женским типом цветка близко к отношению 2 : 1. Возможно, изменение численного соотношения среди гибридов по половым типам цветка вызывается появлением каких-либо летальных комбинаций, что объясняется близким родством родительских сортов. Оба они (и 'Комсомолка', и 'Мысовка') произошли от скрещивания 'Чудо Кетена' × 'Рощинская'. Возможно и другое объяснение данного явления. Так, например, у клубники в определении гермафродитного типа цветка у изучаемых сортов принимают участие не только ядерные элементы родительских сортов, но и плазменные (Фадеева, 1961).

У гибридов другого пестичного сорта — 'Поздней из Леопольдсгалля' — такой разницы в наследовании пола не наблюдается. Во всех комбинациях скрещивания процент форм с гермафродитными цветками (54.1%) и с пестичными цветками (45.9%) составляет отношение 1 : 1 (табл. 2).

Сам по себе очень сложный вопрос о поле у земляники еще более усложняется явлениями фертильности и стерильности негенетической природы, что выражается в большом разнообразии форм, отличающихся по этому признаку. Среди них имеются растения, первые цветки которых хорошо завязывают ягоды, тогда как цветки, расположенные на осях 2-го и еще чаще 3-го и 4-го порядков, завязывают уродливые ягоды или вовсе не завязывают (Darrow, 1927; Малышев, 1939). Такие морфологически обоепо-

ТАБЛИЦА 2

Наследование полового типа цветка у гибридов земляники 'Поздняя из Леопольдсгалля' (второй год плодоношения)

Отцовский сорт	Количество цветущих растений	Из них с обоеполыми цветками		Из них с пестичными цветками		χ^2
		в шт.	в %	в шт.	в %	
'Негритенок'	248	138	55.6± 4.2	110	44.4± 4.7	3.20
'Мысовка'	34	17	50.0±12.4	17	50.0±12.4	0.00
'Поздняя из Павловска'	34	16	47.4±12.4	18	52.6±11.7	0.12
Свободное опыление	22	12	54.5±14.4	10	45.5±15.7	0.18
	338	183	54.1±3.6	155	45.9±4.0	2.32

лые цветки оказываются физиологически мужскими. В них функционирующими остаются только тычинки (например, 'Негритенок').

Такая же тенденция ослабления выраженности пола наблюдается и у растений с пестичными цветками, не имеющими функционирующих тычинок. Это проявляется в уменьшении количества завязывающихся семянок на ягодах высших порядков.

Изменяются ли в этом случае наследственные свойства? Имеется ли разница в половом типе цветка у гибридов, полученных из семян ягод разных порядков? С этой целью изучались наиболее многочисленные гибридные комбинации 'Комсомолки', полученные от опыления пыльцой 'Негритенка' и 'Успеха'. Результаты этих исследований представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Наследование полового типа цветка у гибридов земляники 'Комсомолка', полученных от ягод разного порядка

Отцовский сорт	От ягод 1-го порядка			От ягод 2-го порядка			От ягод 3-го порядка		
	количество растений	прцент растений		количество растений	процент растений		количество растений	процент растений	
		с обоеполыми цветками	с пестичными цветками		с обоеполыми цветками	с пестичными цветками		с обоеполыми цветками	с пестичными цветками
	Первый год плодоношения								
'Негритенок'	36	27.5±15.0	72.5±8.8	248	52.9±4.3	47.1±4.6	133	51.8±6.0	48.2±6.2
'Успех'	166	47.0±5.7	53.0±5.3	456	44.8±3.5	55.7±3.1	5	60.0±28.0	40.0±36.0
	Второй год плодоношения								
'Негритенок'	63	61.9±7.8	38.1±9.4	276	53.7±4.1	46.3±4.4	196	52.5±4.9	47.5±5.1
'Успех'	188	47.4±5.2	52.6±5.1	656	46.8±2.8	53.2±2.6	11	45.5±21.2	54.5±22.2

Мы видим, что ни в первый, ни во второй год плодоношения у гибридов, полученных из семян ягод разных порядков, не наблюдалось изменений в количестве растений с гермафродитными цветками и с женскими и их отношение оставалось одинаковым (1 : 1) (в тех случаях, в которых это отношение казалось нарушенным, количество подопытных растений было недостаточно велико и разница между ними находится в пределах вероятной ошибки).

Наши опыты подтверждают, что ослабление выражения половой тенденции у цветков разного местоположения на цветоносе отнюдь не сказывается на изменении наследственности в отношении этого признака у гибридного потомства и не может расцениваться как генетически обусловленное.

В поисках причины смещения пола у гибридов растений нами была прослежена зависимость между полом гибридных растений и временем их цветения. Выявленная при этом коррелятивная связь представляет, на наш взгляд, определенный интерес для генетики пола у земляники.

Материнский сорт 'Комсомолка', обладающий пестичными цветками, относится к сортам раннего срока цветения. При наблюдении за цветением у гибридов было обнаружено, что растения, зацветшие в самые ранние сроки, имели только пестичные цветки (вследствие этого среди них нельзя было сделать отборы раноцветущих растений как перспективных в направлении скороспелости, всем им требовался обоеполый опылитель). Лишь несколько дней спустя зацвели растения с гермафродитными цветками. Учет цветущих растений производился через один-два дня (27 V, 29 V, 31 V, 3 VI, 5 VI) (табл. 4).

При первом подсчете цветущих экземпляров (27 V 1956) оказалось, что 66 растений были с пестичными цветками и только 18 было с обоеполыми, причем степень развития тычинок у них была не одинакова, и только одно растение имело тычинки с крупными пыльниками. Процент растений с гермафродитными цветками в этот срок цветения равнялся 21.4, гибридов с женскими цветками было 78.6% (табл. 4), т. е. растений с пестичными цветками было достоверно больше, чем с гермафродитными (при значении t—9.4, $B > 0.01$).

Необходимо указать, что во всех трех комбинациях скрещиваний, которые в данном случае можно рассматривать, как повторности опыта, отмечалась такая же картина. Следовательно, в начале цветения у гибридов 'Комсомолки' большинство растений имеет однополый, пестичный цветок.

При втором подсчете (29 V) значительно увеличилось количество растений с гермафродитными цветками, и отношение растений с женскими цветками к растениям с обоеполыми цветками стало 1 : 1.

Во все остальные сроки цветения отношение между растениями с разными половыми типами цветков у гибридов оставалось таким же. Только если во второй срок цветения растений с женскими цветками было 52%, то в последний срок цветения их стало меньше — 46.9%.

Этот результат, однако, нельзя считать достоверным. Только в комбинации от скрещивания сорта 'Комсомолка' с обоеполым сортом 'Негритенок' количество растений с женскими цветками в последний срок цветения было достоверно меньшим, чем с обоеполыми (при $\chi^2=11.8$, $B > 0.01$). Однако можно утверждать, что в начале цветения процент растений с пестичными цветками был больше, чем в конце цветения (в 4-й и 5-й срок по отношению к 1-му сроку t соответственно равно 5.4 и 4.7). Растений с гермафродитными цветками в конце цветения появляется гораздо больше, чем в начале.

У гибридов 'Поздняя из Леопольдсгалля' наблюдается обратная картина. В ранний срок цветения, как следует из табл. 5, экземпляров с женским типом цветка достоверно меньше (30%), чем с обоеполым цветком (70%) ($\chi^2=8.0$, $B > 0.01$). Количество растений с женскими цветками увеличивается в поздние сроки цветения. В 3-й срок цветения количество растений с пестичными цветками было достоверно бо́льшим, чем с обоеполыми ($\chi^2=8.0$, $B > 0.01$); 4-й срок цветения не приходится учитывать, так как цвело очень мало растений. Таким образом, количество растений с гермафродитными цветками у сеянцев 'Поздней из Леопольдсгалля' к концу цветения становится меньше, чем их было в начале цветения ($t=3.2$).

ТАБЛИЦА 4

Половой тип цветка у гибридов земляники 'Комсомолка' в разные сроки цветения (второй год плодоношения)

Отцовский сорт	1-й срок цветения (27 V)				2-й срок цветения (29 V)			
		процент растений				процент растений		
	количество растений	с обоеполыми цветками	с пестичными цветками	χ^2	количество растений	с обоеполыми цветками	с пестичными цветками	χ^2
'Негритенок'	24	29.2±17.2	70.8±10.8	4.2	35	45.7±12.5	54.3±11.4	0.4
'Успех'	41	14.6±14.8	85.4± 5.9	20.4	68	42.6± 9.2	57.4± 7.9	1.4
Смесь 'НУМ'	19	26.3±19.8	73.7±11.8	4.2	29	45.8±13.9	55.2±12.6	0.2
'Мысовка'	0	0	0	—	21	71.4±11.6	28.6± 5.8	3.9
Свободное опыление	0	0	0	—	18	50.0±11.7	50.0±11.7	—
	84	21.4±9.6	78.6±5.0	9.4	171	48.0±5.5	52.0±5.3	0.2

Отцовский сорт	3-й срок цветения (31 V)				4-й срок цветения (3 VI)				5-й срок цветения (5 VI)			
		процент растений				процент растений				процент растений		
	количество растений	с обоеполыми цветками	с пестичными цветками	χ^2	количество растений	с обоеполыми цветками	с пестичными цветками	χ^2	количество растений	с обоеполыми цветками	с пестичными цветками	χ^2
'Негритенок'	110	53.6±6.5	46.4±6.9	0.6	295	53.6±3.9	46.4± 4.2	1.6	71	70.4± 6.4	29.6± 9.9	11.8
'Успех'	180	42.8±5.6	57.2±4.9	3.6	469	51.2±3.2	48.8± 3.3	0.2	97	50.5± 7.1	49.5± 7.2	0.005
Смесь 'НУМ'	30	50.0±2.5	50.0±2.5	—	131	44.3±6.5	55.7± 5.8	1.6	32	34.4±15.0	65.6±10.3	3.2
'Мысовка'	0	0	0	—	48	64.6±8.6	35.4±11.5	4.1	7	85.7±14.3	14.3±35.2	3.6
Свободное опыление	7	85.7±14.3	14.3±35.2	3.6	144	44.4±6.2	55.6± 5.6	1.8	32	34.4±15.0	65.6±10.3	3.2
	327	48.0±3.9	52.0±3.8	0.4	1087	50.7±2.1	49.3±2.1	0.2	239	53.1±4.4	46.9±4.7	0.8

Объяснение такому обратному направлению в изменении половых типов цветков у гибридов 'Поздней из Леопольдсгалля', по сравнению с 'Комсомолкой', очевидно, следует искать в особенностях материнских форм.

'Комсомолка', обладая женским типом цветка, является раннецветущим сортом. Гибриды, которые унаследовали от матери ранний срок цветения, в большинстве случаев имеют пестичные цветки. Следовательно, признаки «ранний срок цветения» и «пестичный тип цветка» у гибридов 'Комсомолки' в F_1 коррелируют между собой.

'Поздняя из Леопольдсгалля' — тоже пестичный сорт, но обладает поздним сроком цветения, и это свойство передается гибридам вместе с материнским типом цветка. Поэтому в поздние сроки цветения у гибридов 'Поздней из Леопольдсгалля' появляется больше растений с женскими цветками.

Однако при изучении наследования пола следует учитывать и возможность фенотипического сдвига. Обычно этому способствуют внешние условия. Возможно, что и в нашем опыте преимущественное появление растений с пестичными цветками в ранние сроки цветения у гибридов 'Комсомолки', и, наоборот, появление у гибридов 'Поздней из Леопольдсгалля' таких растений в поздние сроки цветения вызвано именно условиями, способствующими или препятствующими развитию пыльников при закладке цветочных почек. Установить, что в данном случае произошло изменение отношения полов, можно при проверке данного предположения по потомству, т. е. по F_2. Без такой проверки, если и имеются измененные отношения половых типов, трудно говорить, что представляет собой данное явление — просто фенотипический сдвиг или действительно изменение соотношения

ТАБЛИЦА 5

Половой тип цветка у гибридов земляники 'Поздняя из Леопольдсгалля' в разные сроки цветения (второй год плодоношения)

Отцовский сорт	1-й срок цветения (30 V — 1 VI)			2-й срок цветения (2 VI — 4 VI)			3-й срок цветения (5 VI — 7 VI)			4-й срок цветения (8 VI — 10 VI)		
	количество растений	процент растений		количество растений	процент растений		количество растений	процент растений		количество растений	процент растений	
		с обоеполыми цветками	с пестичными цветками		с обоеполыми цветками	с пестичными цветками		с обоеполыми цветками	с пестичными цветками		с обоеполыми цветками	с пестичными цветкаии
'Негритенок'	46	71.7±7.8	28.3±12.5	107	58.9± 6.2	41.1± 7.4	75	34.8± 9.3	65.2± 6.8	7	42.9±29.2	57.1±24.7
'Мысовка'	1	100	0	24	54.0±13.8	46.0±15.7	9	33.3±27.3	66.7±19.3	0	—	—
'Поздняя из Павловска'	1	0	100	8	87.5±12.5	12.5±33.1	23	39.1±15.4	60.9±13.1	2	100	—
Свободное опыление	2	50.0	50.0	12	58.3±18.6	41.7±22.0	7	57.2±24.7	42.8±28.4	1	—	100
	50	70.0±7.7	30.0±11.0	151	59.5±4.9	40.5±6.0	114	36.7±7.4	63.3±5.6	10	70.0±14.1	30.0±26.4

полов. Из приведенных наблюдений ясно только одно, что имеется некоторая взаимосвязь между наследованием пола и сроками цветения у гибридов первого поколения и их материнских форм.

Выводы

1. Наследование пола у *Fragaria ananassa* при скрещивании пестичных форм с обоеполыми соответствует принятой формуле определения пола, предложенной Корренсом. Соотношение гермафродитных и женских растений у гибридов близко к пропорции 1 : 1. Однако в некоторых комбинациях скрещиваний наблюдается увеличение числа гермафродитных потомков в зависимости от того, какой сорт был взят в качестве отцовского, а также появляются растения с мужскими цветками.

2. Анализ потомства ягод разного местоположения на цветоносе показал, что их различия в выражении половой тенденции не имеют генетической природы.

3. Отношение половых типов растений, выраженное в суммарной пропорции 1 : 1, изменяется по срокам цветения гибридов. Характер сдвига зависит от исходных материнских форм. Если материнский пестичный сорт является раннецветущим, то в ранние сроки цветения появляются преимущественно гибриды с однополыми женскими цветками. Если пестичный материнский сорт имеет поздние сроки цветения, то в конце цветения появляются в основном женские растения. Иными словами признаки «ранний срок цветения» и «пестичный тип цветка» у гибридов 'Комсомолки' и «поздний срок цветения» и «пестичный тип цветка» у гибридов 'Поздней из Леопольдсгалля' коррелируют между собой.

ЛИТЕРАТУРА

Ворончихина А. Я. (1951). Формирование хозяйственно-ценных и биологических признаков у гибридных сеянцев земляники под влиянием условий воспитания. Диссерт., М. — Кашичкина М. И. (1948). Селекция земляники в условиях Центрально-черноземной полосы РСФСР. Диссерт., М. — Малышев Е. И. (1939). Биологические особенности оплодотворения сортов земляники и клубники и их значение в ягодоводстве. Научн. зап. Молдавск. плодо-овощн. инст., 1. — Розанова М. А. (1935). Ягодоведение и ягодоводство. — Солнцева М. П. (1956). Наследование типа цветка у земляники при гибридизации. Рефер. н.-и. работ Инст. биолог. АН БССР за 1955 г. — Солнцева М. П. (1957). Наследование признаков в F_1 при межсортовой гибридизации земляники. Бюлл. Инст. биолог. за 1956 г., АН БССР, 2. — Фадеева Т. С (1961). О генетике пола у клубники (*Fragaria elatior* Ehrh.). Исследования по генетике, I. — Федорова Н. Я. (1935). Межвидовая и внутривидовая гибридизация земляники и ее значение для селекции. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. *А*, 6. — Федорова Н. Я. (1946). Скрещиваемость и филогенетические связи основных европейских видов рода *Fragaria*. ДАН СССР, 52, 6. — Anthony R. D. (1917). Inheritance of sex in strawberries. Techn. Bull., 63. — Correns C. (1926). Über Fragen der Geschlechts bestimmung bei höhern Pflanzen. Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 41, 5. — Correns C. (1928). Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. Verebungswissenschaft., 2. — Cummings M. B. a. E. M. Jenkins. (1923). Sterility of strawberries; strawberry breeding. Vermont. Agric. Experim. Stat. Burlington bull.. 232. — Darrow G. M. (1927). Sterility and fertility in the strawberry. Journ. Agric. Res., 34, 5. — Kühn E. (1930). Die Geschlechtsformen bei Fragaria und ihre Vererbung. Züchter, 2, 1. — Schiemann E. (1931). Geschlechts und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria*. Bot. Abhandlungen, 18. — Valleau W. D. (1918). Sterility in the strawberry. Journ. Agr. Res., 12, 10. — Valleau W. D. (1923). The inheritance of flower types and fertility in the strawberry. Rept. Amer. Journ. Bot., 10. — Schiemann E. (1930). Über Geschlechts-und Aatkreuzungsfragen bei *Fragaria*. Berichte Deutsch. Bot. Gesselsch., XLVIII, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

INHERITANCE OF SEX TYPE IN F_1 OF INTERVARIETAL CROSSES IN *FRAGARIA ANANASSA* DUCH.

By M. P. Solntzeva

SUMMARY

It has been shown by this investigation that the segregation in F_1 of the cross between the pistillate forms of strawberry and the bisexual varieties follows the formula proposed by C. Correns for the sex determination in hybrids. The deviations from the 1 : 1 ratio of the female and hermaphroditic forms have been traced and the cases of the appearance of specimens with male flowers in the progeny have been recorded. The analysis was made of the progeny derived from the flowers occupying different positions on the scape.

ТОМ 48 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1963, № 2

М. И. Падеревская

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ПОЧЕК НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ СТРЕЛЕЦКОЙ СТЕПИ

С 4 рисунками

(Получено 8 X 1962)

Изучение почек является одной из интереснейших проблем в общей биологии растительного организма. Почка, будучи видоизмененным побегом, приспособленным к жизни в неблагоприятных условиях, является органом возобновления, она дает возможность растительному организму восстанавливать побег после повреждения вегетативных частей во время морозов, засухи, при объедании животными.

Строение почки вырабатывалось каждым растительным организмом соответственно той среде, в которой данный организм формировал свою природу. Биологические особенности почек мало изучены. Имеются лишь старые работы русских и немецких авторов, опирающиеся на оставленные теперь теоретические воззрения, которые не вскрывают многих важных особенностей почек.

В новейших сводках по морфологии растений почкам отведено очень небольшое место. А. Л. Тахтаджян (1948) описывает особенности почечных чешуй некоторых растений на основании работ иностранных авторов. И. Г. Серебряков (1953) раскрывает лишь особенности формирования почек возобновления, обращает внимание на различную степень сформированности побегов в них, говорит о спящих почках лишь у древесных растений.

При исследовании почек растений дубравы (Падеревская, 1953, 1957, 1958) была вскрыта зависимость строения почек от условий, в которых они развиваются. Выявились общие черты в строении и в способах защиты почек у растений сходных жизненных форм.

При работе в Стрелецкой степи эти данные подтвердились. Нами исследовались почки растений Стрелецкой степи в 1955—1960 гг. Для изучения первоначально было взято около 30 растений, наиболее часто встречающихся в степи, а позднее наиболее подробно изучалось 5 растений различных жизненных форм.

При работе использовалась лупа с увеличением до 80 раз и микроскоп марки МБИ-1. С почек делались зарисовки. В качестве реактивов для выяснения характера структур использовались судан III и флороглюцин+HCl.

Сформированные почки просматривались в лупу, определялись их форма, размер, характер защиты, положение листьев; особое внимание обращалось на характер защиты зачатков.

Среди растений Стрелецкой степи можно встретить различные жизненные формы. В степи нет деревьев, но есть небольшое количество кустарников и полукустарников, бо́льшую же часть растительного покрова составляют многолетние травы. На основании изученного материала в данной статье рассматриваются особенности строения почек лишь некоторых растений Стрелецкой степи.

Степные кустарники и полукустарники, относящиеся по Раункиеру к группам нанофанерофитов (до 2 м высотою) и хамефитов, имеют почки со сходными защитными признаками. В летний критический, засушливый период почки этих растений располагаются в сухой среде. Относительно высокие температуры и ветер обусловливают при этом сильное испарение. Зимой они частично прикрываются снегом. В защиту от губительного летнего и зимнего испарения почки всех этих растений выработали в процессе эволюции соответствующие приспособления, предохраняющие их от сильного испарения: многочисленные сомкнутые почечные чешуи, опушение на почечных чешуях и зачаточных органах в почке.

Такого типа почки, хорошо защищенные, с сильным опушением, можно наблюдать у *Cytisus ruthenicus* Fisch., *Genista tinctoria* L. и др. У *C. ruthenicus* поверхность почечных чешуй на небольших, 1—2 мм, пазушных почках покрыта густым войлоком длинных блестящих волосков, сами же почечные чешуи состоят из колленхимы. Под покровом чешуй находятся густо опушенные зачаточные побеги. Сплошной войлок волосков создает воздушные прослойки, уменьшающие испарение. Почечные чешуи остаются сомкнутыми до весны, что, естественно, связано с положением почек.

Полынь и чабрец имеют почки сходного строения. Верхние части их побегов ежегодно отмирают, а за счет почек в нижних частях побегов происходит возобновление.

Полынь *Artemisia absinthium* L. в течение всего лета дает множество бесплодных и цветущих побегов, достигающих значительной длины. Почки полыни закладываются на побегах, у корневой шейки и на верхней части корня. Состояние этих почек к осени бывает различно. Одни почки развиваются в побеги, другие остаются прикрытыми чешуйками. (рис. 1).

Ранней весной, когда степь еще бурая, часто обращают на себя внимание зеленые живые побеги полыни, благополучно перезимовавшие. Некоторые из этих однолетних побегов, достигших с осени длины 1—9 см, имеют почки или боковые побеги в 2—3 см, с 4—5 развивающимися листьями. В пазухе каждого раскрывающегося листа закладываются новые почки.

Пазушные почки мелкие, поверхностные чешуйки их и зачаточный побег густо опушены. Войлок, хорошо заметный по серебристому блеску, образует длинные мертвые волоски. Почечных чешуй в пазушных почках бывает 2—3 и состоят они из однородной паренхимы. Крахмала в паренхиме чешуй нет, чешуи сравнительно тонкие, часто с видоизмененными листовыми пластинками на кончике.

У корневой шейки и в нижней части побегов почки закладываются в большом количестве в первый, второй и последующие годы жизни. Эти почки и обеспечивают ежегодное возобновление полыни, в то время как верхние части побегов, высоко приподнятые над землей, гибнут. У молодых 2—3-летних экземпляров почки корневой шейки небольшие, чаще они размером около 1 мм. Эти почки содержат 3—4 чешуйки и зачаточный побег. Часть из этих почек на следующий год дает побеги, а часть остается спящими. В последующие годы происходит то же самое. Некоторые почки остаются в состоянии «сна» в течение нескольких лет, при этом они медленно нарастают и закладывают примордии. На средневозрастных и старых экземплярах полыни можно наблюдать крупные почки размером в 2—5 мм и даже почки-побеги, которые ветвятся (рис. 1, *Б*, *В*). Почки у прикорневой шейки в связи с особенностями их развития отличаются от пазушных почек бо́льшим числом почечных чешуй, относительно более длинной осью и бо́льшим числом зачатков листьев. Количество зачатков в них доходит до 5—12. Все зачатки в этих почках густо опушены.

Часто можно видеть почки и на корнях полыни. Они располагаются поодиночке или пучками. По происхождению они являются придаточными.

Многочисленные почки в нижних частях полыни развиваются в вегетативные побеги, которые зацветают по меньшей мере на второй год. Если учесть, что у полыни много спящих почек, которые в состоянии «сна» пребывают не один год, то цветущие побеги полыни могут быть не только двулетними, но и многолетними.

У чабреца *Thymus marschallianus* Willd. с осени на нижних частях побегов можно видеть массу почек возобновления различного состояния: закрытые почки, почки тронувшиеся в рост, небольшие почки. с 2—3 парами обозначившихся листьев. Порой трудно установить границу между почкой и побегом.

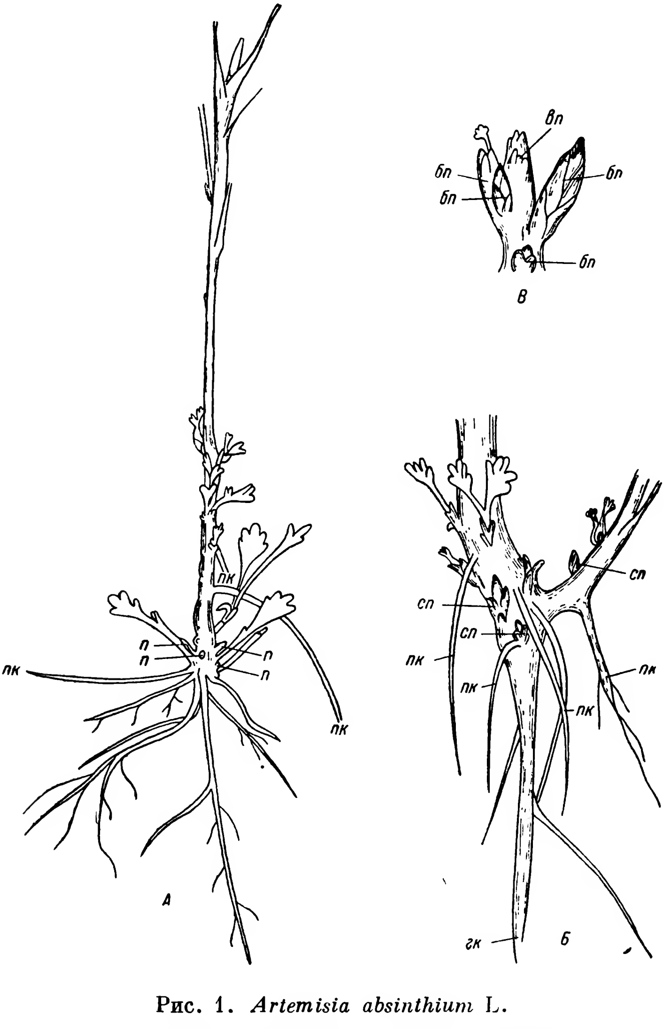


Рис. 1. *Artemisia absinthium* L.

А — двулетний побег, 11 X 1958; *Б* — нижняя часть многолетнего побега; *В* — спящая почка с многолетнего экземпляра (увел. 6). *п* — почка; *сп* — спящая почка; *вп* — верхушечная почка; *бп* — боковая почка; *пк* — придаточный корень; *гк* — главный корень.

Почки чабреца, развивающиеся в пазухах листьев, не имеют почечных чешуй. В отличие от закрытых почек защита у них осуществляется наружными листьями и их глубоким пазушным положением.

Таким образом, группа вышеперечисленных растений имеет сходство в строении почек. Почки возобновления у этих растений располагаются на зимующих надземных побегах, но вместе с этим они всегда имеют почки на уровне земли, на корневых шейках, корневищах, иногда на корнях. Последние являются резервными. В зависимости от положения, от среды, в которой они развиваются, почки этих растений бывают с чешуями или без чешуй, опушенные или неопушенные.

Большинство травянистых растений Стрелецкой степи составляют многолетники, почки возобновления которых находятся на уровне земли (гемикриптофиты, по Раункиеру).

Почки возобновления ясменника *Asperula tinctoria* L., подмаренника *Galium verum* L., тысячелистника *Achillea millefollium* L. имеют сходство с почками полыни и чабреца. Наряду с почками, закрытыми и хорошо защищенными, эти растения, так же как и полынь, имеют почки-побеги, раскрывающиеся еще с осени.

Особую группу среди гемикриптофитов составляют розеточные и полурозеточные растения — *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC., *Phlomys tuberosa* L., *Salvia pratensis* L., *S. nutans* All., *Agrimonia eupatoria* L., *Filipendula hexapetala* Gilib. Почки возобновления этих растений располагаются в пазухах листьев розетки. В то время как верхние части побегов после цветения отмирают, хорошо защищенные почки возобновления, благополучно перезимовывая, восстанавливают растение.

Почки этой группы растений, закладываясь с развитием листьев в середине лета, достигают значительной величины (от 2 до 7 мм, в среднем 2—3 мм). Защита почек возобновления обеспечивается влагалищами листьев розетки, в пазухе которых они закладываются. Каждая почка несет несколько почечных чешуй паренхиматического характера с опушением на поверхности, которое у шалфеев выражено особенно сильно. Генеративные почки по внешнему виду, по своей защите не отличаются от вегетативных. Под защитой чешуй влагалищного происхождения у большинства растений находится опушенный побег (у шалфея, дельфиниума, репешка, зопника).

У розеточных и полурозеточных растений почки возобновления располагаются не только в пазухах листьев розетки, но и на корневой шейке и корневище, количество почек может достигать 20 штук на одном экземпляре.

Осенью после цветения у основания плодоносящего побега развиваются одна-две наиболее сильных почки, образующие розетку листьев. Верхушечная почка розетки, как правило, бывает генеративной. Остальные почки переходят в состояние «сна».

Почки возобновления у бобовых — *Medicago falcata* L., *Onobrychis arenaria* Ser., *Trifolium pratense* L., *T. alpestre* L. — имеют некоторые черты сходства. Из этой группы растений мы наиболее тщательно знакомились с эспарцетом. Почки возобновления у эспарцета, так же как у клевера и люцерны, располагаются у основания побегов, на корневой шейке. Наблюдается закономерная связь между количеством побегов и почек. У экземпляра эспарцета с 9 побегами этого года удалось наблюдать до 22 почек, а экземпляр с 5 побегами имел лишь 12 почек. Обращает на себя внимание соотношение между почками и развивающимися побегами (см. таблицу).

Соотношение побегов и почек у эспарцета (по наблюдениям на 10 X 1958)

№ экземпляра	Побегов (n порядка)	Побегов ($n+1$) порядка	Почек — потенциальных побегов ($n+2$) порядка
1	11	11	28
2	2	5	12
3	6	9	22
4	8	6	10
5	3	4	10

Как видно из таблицы, на каждом многолетнем изученном нами средневозрастном растении имеется почек больше, чем развивается побегов.

С осени на средневозрастном растении эспарцета (рис. 2) можно видеть как подсыхающие побеги (*а*), интенсивно функционировавшие в этом году, так и побеги небольшие, развившиеся в этом году (*б*), имеющие по 1—2 листа, которые будут зимовать и, потеряв часть листьев, разовьются на следующий год в побег или погибнут. В пазухе каждого листа этого побега есть хорошо защищенные небольшие, до 1—2 мм, почки, которые могут развивать побег в случае гибели верхушечной почки.

Кроме этих молодых побегов, у корневой шейки есть нераскрытые и защищенные почки, которые лежат ниже развившихся побегов и скрыты под покровами (*в*). Покровы этих почек имеют вид настоящих чешуй; по происхождению они представляют собой видоизмененный черешок листа с прилистниками. Под покровом этих чешуй располагается опушенный побег. Почки на корневой шейке часто бывают крупнее, достигая 3—10 мм. Наиболее крупные из них являются переходными формами между почкой и побегом. Эти почки интересны по своей структуре. На рис. 3 изображена такая почка-побег величиной в 10 мм; у ее основания справа видна боковая почка, состоящая из трех чешуй без зачатков листовых пластинок, четвертой чешуи с зачатком пластинки и пятой чешуйки неопределенного строения. Выше по оси почки-побега, в пазухе чешуи располагается вторая боковая почка, состоящая из двух чешуй без зачатков листа и третьей чешуи с зачатками; почка в пазухе следующей чешуи имеет еще меньше зачатков. Верхушечная почка такого укороченного побега всегда бывает крупнее всех остальных. Она защищена 4 чешуйками и несет зачатки листьев.

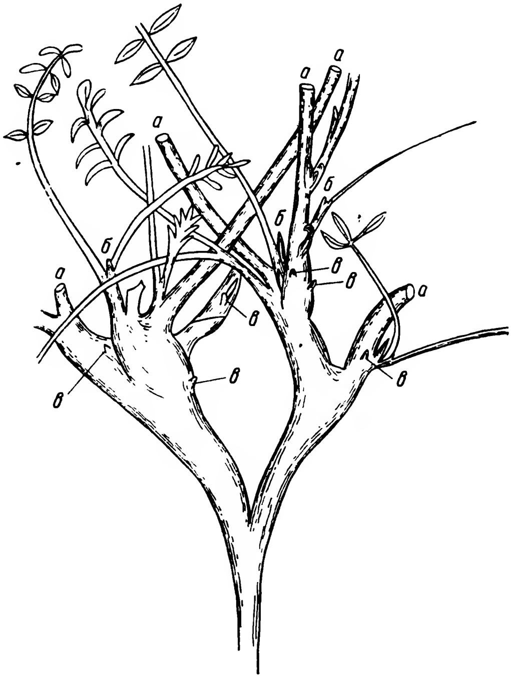


Рис. 2. *Onobrychis arenaria* Ser. Осень 1958 г. (Увел. 1.5).

а — отрезки побегов, функционировавших в 1958 г.; *б* — побеги, развившиеся в 1958 г.; *в* — спящие почки.

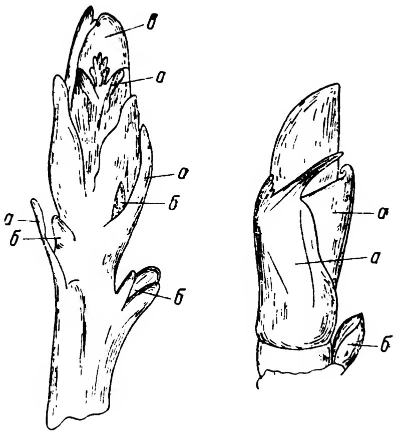


Рис. 3. Почки *Onobrychis arenaria* L., 11 IX 1958. (Увел. 20).

а — почечные чешуи; *б* — боковые почки; *в* — верхушечная почка.

Как видно из сказанного, спящие почки травянистых растений очень сходны с таковыми у деревьев, которые нами изучались ранее (Падеревская, 1957), — им тоже свойственно ветвление.

Наличие спящих почек — особенность, присущая различным жизненным формам, в том числе и злакам. Злаки имеют почки возобновления или на уровне земли, или несколько приподнятые над землей, или скрытые под землей. Нами изучались ковыли *Stipa pennata* L., *S. stenophylla* Čzern., костер *Bromus riparius* Hack., типчак *Festuca sulcata* Hack., овсяница *Festuca pratensis* Huds., ежа *Dactylis glomerata* L., райграс *Arrenatherum elatius* M. et K.

Ковыли и типчак, имея плотную дерновину, располагают свои почки возобновления под защитой влагалищ листьев побегов, на которых они закладываются.

Ковыль *Stipa pennata* L. имеет листья, долго сохраняющиеся благодаря механической ткани. Подсохшие и нефункционирующие листья его могут держаться в течение всего лета, теряя пластинку лишь к осени. Влагалища листьев предшествующих лет сохраняются еще дольше и находятся в дерновине всегда в большом количестве. Отмершие листья и влагалища создают почкам возобновления ковыля надежную защиту. Интравагинальные почки возобновления ковыля можно наблюдать в кусте, начиная с момента развития листьев. В это время, находясь в пазухе листьев, они очень невелики, измеряются 1—3 мм и состоят из примордиев. Позднее, к июлю, когда оканчиваются в основном ростовые процессы, почки ковыля достигают 10—15 мм и состоят из 2—3 зачатков листьев, окруженных сильно опушенным предлистом, который может быть назван защитной чешуйкой (рис. 4). В июле обращает на себя внимание очень сильное опушение чешуйки, которое в первую половину лета отсутствует. Волоски на чешуйке прямые, одноклеточные, длинные, серебристые и очень напоминают собой волоски почек некоторых древесных, например дуба. Подобного опушения не встречалось у других исследованных нами злаков. Хорошо защищенные интравагинальные почки, внешне сходные, могут быть как вегетативными, так и генеративными. Летом развиваются и становятся видимыми лишь почки в пазухах листьев предшествующих лет, например в 1958 г. видимой невооруженным глазом была почка в пазухе листа 1957 г. Так же как и у многих гемикриптофитов, с осени почки ковылей могут раскрываться, и на поверхность при этом выходит первый ассимилирующий лист. Развитие этого листа продолжается лишь на следующий год весной, в первую половину лета. Тогда же выходит второй лист (иногда их развивается 3). На третий год побег развивает еще 2—3 листа, за которыми в почке можно наблюдать примордии или соцветие. Следовательно, побег, развивающийся из интравагинальной почки, может зацвести по меньшей мере на четвертый год. Ежегодно в пазухах листьев парциального куста закладываются интравагинальные почки следующего порядка, за счет которых происходит дальнейшее возобновление дернины.

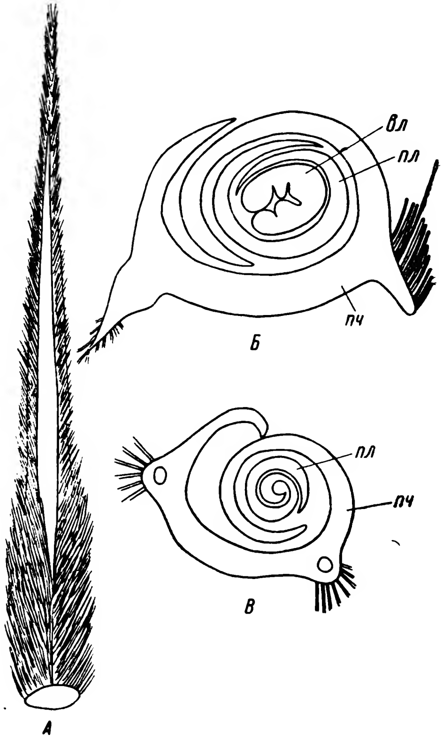


Рис. 4. Почка *Stipa pennata* L., июль 1958 г. (Увел. 17).

А — внешний вид почки; Б, В — поперечные срезы через почку *пч* — почечная чешуя; *пл* — первый лист; *вл* — второй лист.

Парциальные кусты соединяются между собой короткими членистыми корневищами. На корневищах ковыля можно наблюдать, что не все почки, заложившиеся в пазухах листьев, в тот же год развивают ассимилирующие побеги; некоторые из них, так же как и у других растений, «впадают в состояние сна». Сохраняя свою жизнеспособность, при благоприятных условиях они трогаются в рост, давая новые парциальные кусты.

Таким образом, у ковыля, несмотря на отличие его от всех других растений из группы гемикриптофитов, мы наблюдаем общие с ними следующие черты: открывание почек с осени, наличие опушения на чешуйках, переход некоторых почек в состояние «сна».

Защита почек возобновления у узколистного ковыля и типчака сходна, но опушение на почках ковыля узколистного и типчака не наблюдается.

Почки у костра *Bromus riparius* Rehm. закладываются в пазухах листьев и развиваются экстравагинально. В мае почки, располагающиеся в пазухах листьев, еще очень невелики — от 1 до 8 мм, бóльшая же часть из них имеет размер 2 мм. Они располагаются как на цветущих, так и на вегетативных побегах, в количестве 1—4. Каждая из почек имеет зачатки 4—5 листьев. Защитой почкам в это время служат: влагалища, остатки листьев и верхние слои земли. В течение лета развиваются в зеленые побеги, как правило, почки, заложенные в предшествующем году. Однако почки, закладывающиеся весной и осенью, тут же могут развиваться в небольшие побеги размером 10—75 мм, с 2—3 листьями, в пазухах которых вновь закладываются почки следующего порядка. Из множества почек, заложившихся в пазухах листьев, не все имеют возможность развить побег и перейти в состояние спящих почек.

Таким образом, у гемикриптофитов различных групп, в том числе и у злаков, широко распространено развитие почек к осени и перезимовка в состоянии небольших побегов. Это явление несомненно связано с защитой почек этих растений вегетативными частями, близостью земли, снежным покровом.

Сравнение особенностей почек некоторых растений вышеназванных жизненных форм дает возможность обратить внимание: на наличие у всех изученных растений спящих почек, на большое количество сомкнутых чешуй в спящих почках, на меньшее их количество, а иногда и отсутствие у пазушных почек, на сильное опушение почечных чешуй и зачаточных побегов у степных кустарников, некоторых полукустарников и трав, на широкое распространение раскрывания почек, лежащих на уровне земли.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова М. А. (1954). Побегообразование и ритм сезонного развития северных степей. Диссерт., М. — Дохман Г. И. (1948). К экологии видов *Adonis*. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 53, 2—3. — Падеревская М. И. (1953). Биологические особенности почек дуба. Уч. зап. Московск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, XXIII. 2. — Падеревская М. И. (1957). К биологии спящих почек дуба. Уч. зап. Курск. гос. пед. инст., IV. — Падеревская М. И. (1958). К вопросу о значении почечных чешуй. Уч. зап. Курск. гос. пед. инст., VII. — Прозоровский Н. А. (1940). Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений. Тр. Центр.-Черноз. гос. заповедн., 6. — Серебряков И. Г. (1953). Мофология вегетативных органов высших растений. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосемянных. — Цибанова Н. А. (1960). К биологии горицвета *Adonis vernalis* L. Тр. Центр.-Черноз. гос. заповедника, VI.

ON THE CHARACTERISTIC FEATURES OF BUDS OF SOME PLANTS GROWING IN THE STRELETZKAYA STEPPE (VORONEZH REGION)

By M. I. Paderevskaya

SUMMARY

The morphological structure of buds was studied by the author in thirty plant species that are most common in the Streletzkaya Steppe; it was studied in particular detail in the following five representatives of different life forms: *Cytisus ruthenicus*, *Artemisia absynthium*, *Thymus marshallianus*, *Stipa pennata* and *Bromus riparius*.

Some suggestions are made concerning the possible biological significance of the characteristic features of morphological structure of buds revaled by the author.

Е. А. Кондратьева-Мельвиль

РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ ПРОРОСТКА КЛЕНА *ACER PLATANOIDES* L.

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

(Получено 8 VIII 1962)

В разработке проблемы целого и его частей большое значение имеет выявление взаимосвязей в организме. Задачей настоящей работы являлось изучение развития анатомической структуры в связи с заложением и ростом органов у клена *Acer platanoides* L. Изучалось строение зрелого зародыша и проростков разного возраста со времени прорастания до полного расхождения семядолей. Материал собирался в Ботаническом саду Ленинградского государственного университета начиная с конца марта до половины мая. Для анатомического анализа приготовлялись микротомные срезы, толщиною 10—12 μ, через весь зародыш и наклюнувшееся семя. Для более взрослых проростков приготовлялись микротомные срезы через кончик корня, почку, узел семядолей и корневую шейку, а также сериальные ручные срезы через все растение.

В набухшем семени клена длина гипокотиля зародыша достигает 6—7 мм, тогда как длина зародышевого корешка всего около 0.5мм. Семядоли крупные, складчато сложенные; почка несет две пары листьев. Длина первой пары около 0.5 мм, вторая пара — в виде бугорков.

Жилкование уже зеленеющих семядолей отчетливое. Ближе к их основанию различается слабая центральная жилка из прокамбия, а по сторонам ее — до пяти крупных жилок из прокамбия и флоэмы с формирующимися лизигенными ходами; сосудов нет. Крупные жилки, сближаясь, сливаются у основания, поэтому след семядоли состоит из трех пучков — слабого центрального и мощных боковых. В соответствии с этим в узле различается шесть пучков от двух семядолей: два мелких центральных пучка в семядольной плоскости и четыре крупных пучка, располагающихся по диагонали (табл. I, *1*, *2*).

В гипокотиле следы семядолей дифференцируются в цилиндре мелкоклетной ткани (на поперечном сечении в виде кольца), разграничивающем коровую паренхиму и сердцевину.[1] Ширина его в узле семядолей до 10—11 клеток, а на 2—3 мм ниже — всего лишь 7—8 клеток. Толщина коровой паренхимы более или менее постоянная по длине гипокотиля, уменьшаясь всего на 1—2 клетки на границе с зародышевым корнем. Внутренние ее клетки мелкие, образуются в результате деления, в разных направлениях, периферических клеток образовательного кольца, вследствие чего они не имеют правильного расположения. Эндодерма не выражена. Сердцевина развивается как продолжение стержневой зоны конуса нарастания почки и различается уже на уровне первой пары листьев, где поперечник ее составляет 10 клеток. Внезапно увеличиваясь до 15—17 клеток под узлом семядолей, он постепенно уменьшается по длине гипокотиля. На границе с зародышевым корнем округлые клетки сердцевины с утолщенными оболочками подстилаются тонкостенными, неправильной формы паренхимными клетками базальной части корня.

---

[1] Из существующих терминов для мелкоклетного кольца (Кондратьева-Мельвиль, 1956) мы считаем наиболее удачным термин Баранецкого (1897 г.) «образовательное кольцо», которого и придерживаемся в этой работе.

В узле семядолей между широкими пучками — следами семядолей — располагаются листовые следы (табл. I, *2*). Следы первой пары листьев представлены прокамбием и флоэмой в начальной фазе ее развития. Следы примордиев второй пары листьев состоят только из прокамбия. Ответвляясь от следов семядолей, листовые следы дифференцируются акропетально, поэтому их поперечник уменьшается по направлению к конусу нарастания почки.

Под узлом семядолей можно различить четыре коллатеральных пучка. Они включают, кроме боковых пучков семядольных следов, их слабые центральные пучки, а также пучки листовых следов. Флоэма этих синтетических пучков развита хорошо, ксилемная часть имеет вид выступов в сердцевину и представлена прокамбием (табл. I, *3*; табл. II, *1*). Клетки его быстро делятся, и зачастую несколько клеток оказываются одетыми общей оболочкой. Инициали сосудов в прокамбии различаются лишь на некотором расстоянии от узла.

Непосредственно под узлом центральная часть пучков паренхиматизируется в связи с развитием листовых следов, и поэтому в сердцевину вдается восемь выступов прокамбия. Их размеры уменьшаются вниз по гипокотилю и сходят на нет на границе с зародышевым корнем (табл. I, *4*). В том же направлении уменьшается флоэма пучков. Количество и размеры слизевых ходов в ней заметно падают. Базипетальное развитие флоэмы следов семядолей продолжается в корень. В прокамбиальном стержне корня различаются четыре пучка флоэмы; слизевые ходы в них находятся в начальной фазе формирования. В кончике корня пучки флоэмы переходят в материнские клетки флоэмы, слепо заканчивающиеся в прокамбии, близ конуса нарастания.

В работах по изучению развития зародыша (Miller a. Wetmore, 1945; Reeve, 1948; Mahlberg, 1960) констатировано акропетальное развитие прокамбия и флоэмы в семядоли у формирующегося зародыша. Возможно, что на ранних этапах развития зародыша клена прокамбий и флоэма дифференцируются акропетально, но в набухшем семени усиленное их деление происходит именно в верхней части гипокотиля, очевидно в связи с разрастанием семядолей.

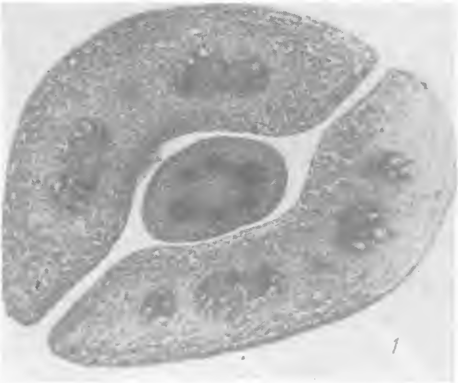
Меристема конуса нарастания корня дифференцируется уже на расстоянии около 100 μ от внутренней границы корневого чехлика. Здесь различается центральный тяж из слегка удлиненных клеток прокамбия и коровая паренхима. Наружный слой паренхимы в будущем волосконосный, одет 6—7 рядами клеток корневого чехлика. Клетки прокамбия интенсивно делятся, многие из них содержат по два ядра, а перегородки еще не заметны.

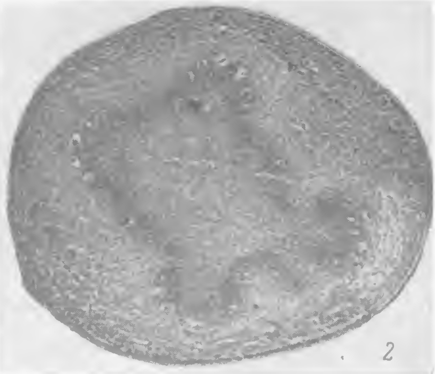
На расстоянии 105—120 μ от конуса нарастания в тяже прокамбия начинают выделяться четыре группы клеток, более интенсивно окрашивающихся, а между ними располагаются как бы лопасти из более светлых, реже делящихся клеток. Различия в частоте делений усиливаются в направлении к базису корня, и вместе с тем усиливаются различия между клетками прокамбиального стержня. Яснее выделяются четыре группы оживленно делящихся клеток; клетки между ними производят впечатление менее меристематических. Они разрастаются, вакуолизируются, причем этот процесс идет в центрипетальном направлении. Эти клетки можно рассматривать как потенциальные клетки метаксилемы. На расстоянии 200—220 μ различия в клетках проявляются еще отчетливее: между лопастями более светлых и крупных, редко делящихся инициалей метаксилемы располагаются четыре группы ини-

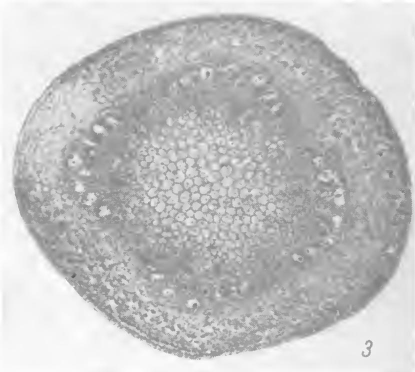
Таблица I

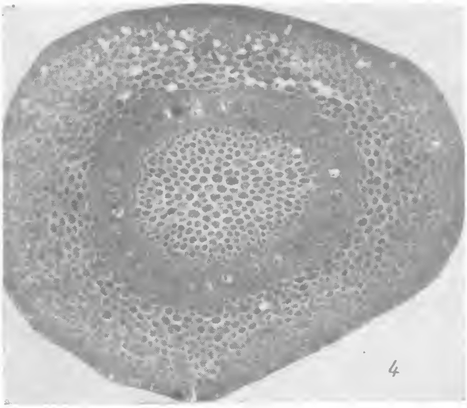
Поперечные срезы через зародыш. (Увел. 44).

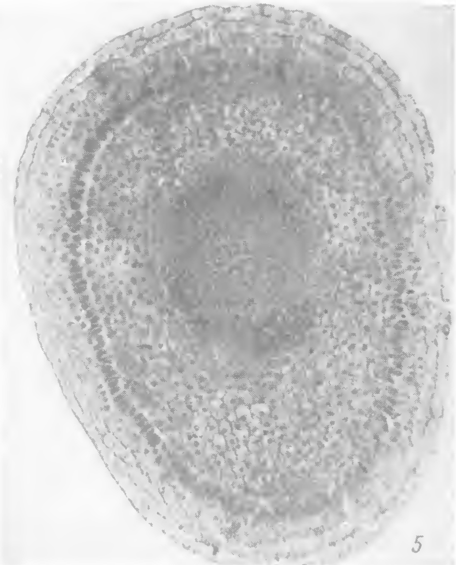
1 — над узлом семядолей; *2* — узел семядолей; *3* — верхняя часть гипокотиля; *4* — нижняя часть гипокотиля; *5* — корень, на расстоянии 250μ от внутренней границы корневого чехлика; *6* — то же, на расстоянии 160 μ.

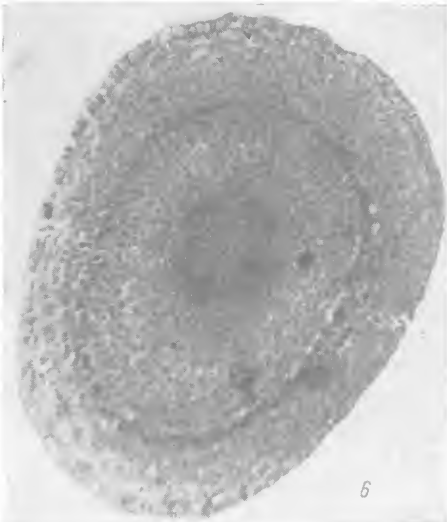

1

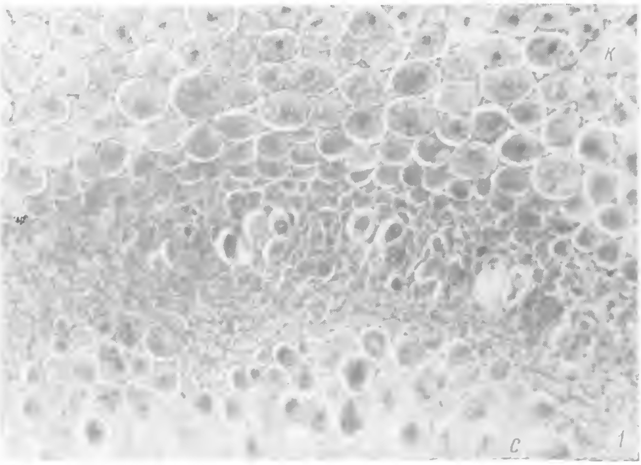

2

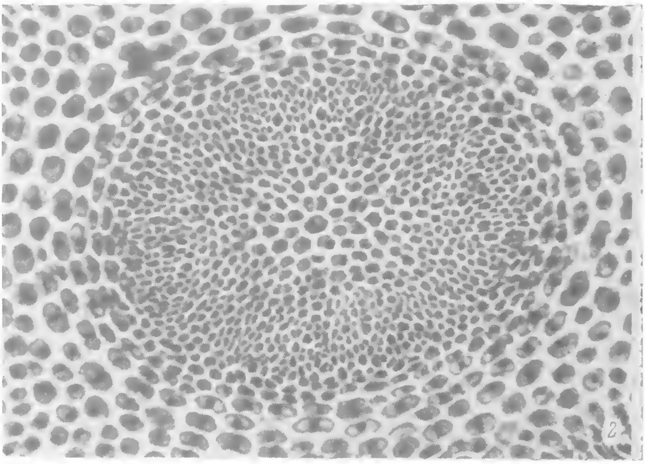

3

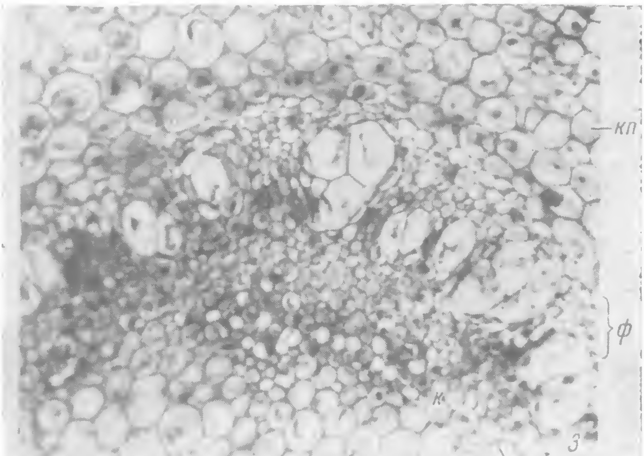

4


5


6


к
с
1


2


кп
ф
к
3
с

циалей флоэмы из неодинаковых по размеру, интенсивно окрашивающихся клеток. Они подстилаются флоэмой следов семядолей, т. е. представляют собою непосредственное продолжение базипетально дифференцирующихся четырех тяжей флоэмы гипокотиля (табл. I, *5*, *6*).

Формирующиеся членики сосудов метаксилемы (еще с ядрами и тонкими оболочками) отчетливо видны, отступя от конуса нарастания корня. В его базальной части они граничат с тонкостенными извилистыми клетками, подстилающими сердцевину гипокотиля.

В начале прорастания зародышевый корень растет сравнительно слабо. В наклюнувшемся семени он выступает наружу вследствие удлинения гипокотиля. У проростка с еще свернутыми и одетыми семенной кожурой семядолями гипокотиль достигает 2—3 см длины, т. е. вырос в 5—6 раз по сравнению с его длиной у зародыша, корень же удлинился всего в 2 раза и еще весь одет корневым чехликом. Почка также еще слабо разрастается (см. таблицу).

Морфологическое описание зародыша и проростков клена (размеры в мм)

Показатели		Последняя декада марта	Первая декада апреля	Вторая половина апреля	Первая декада мая	Середина мая
Фаза развития растения		Зародыш.	Начало прорастания.	Проростки		
Семядоли			Свернуты, одеты кожурой	Начинают распрямляться.	Начинают расходиться.	Полностью разошлись
Почка:						
Размеры листьев.	I пары	0.5 мм	1 мм	4 мм	10 мм	30 мм
	II пары	Бугорки	Бугорки	Бугорки	2 мм	5 мм
	III пары	—	—	—	Бугорки	3 мм
Число клеток конуса нарастания.	в высоту	3	5	7	7	10
	в поперечнике	8	11	17	14	20
Длина эпикотиля . . .		—	—	—	3 мм	10 мм
Длина гипокотиля. . .		6 мм	25 мм	35 мм	40 мм	50 мм
Длина корневой шейки		—	5 мм	15 мм	20 мм	23 мм
Длина зародышевого корня		0.5 мм	1.2 мм	15 мм	30 мм	55 мм

Гипокотиль растет более интенсивно своей верхней частью, покрытой, как и семядоли, кожурой семени. Здесь еще происходят деления отдельных клеток сердцевины и коровой паренхимы. Делятся также клетки образовательного кольца и особенно прокамбия, который образует большие выступы в сердцевину. Оболочки клеток еще тонки; поперечник сердцевины и толща коровой паренхимы, а также размеры их клеток меньше, чем в более взрослой части гипокотиля, на некотором расстоянии от узла, где под эпидермой уже развита колленхима.

В проводящих пучках семядолей, гипокотиля и первой пары листьев формируются спиральные сосуды. Членики их еще с протопластом. Со-

---

Таблица II

1 — Поперечный срез верхней части гипокотиля зародыша (деталь к табл. I, *3*; увел. 186); между коровой паренхимой *к* и сердцевиной *с* в образовательном кольце дифференцируется проводящий пучок; во флоэме крупные слизевые ходы; ксилемная часть пучка — в виде выступов прокамбия в сердцевину; *2* — поперечный срез через базальную часть корня вначале прорастания, в центре — формирующиеся клетки метаксилемы (увел. 186); *3* — поперечный срез верхней части гипокотиля проростка (деталь к рис. 2, *в*); в проводящем пучке дифференцируются сосуды; во флоэме крупные слизевые ходы (увел. 186); *кп* — коровая паренхима, *ф* — флоэма; *к* — ксилема; *с* — сердцевина.

суды дифференцируются прерывисто вдоль прокамбиального тяжа. Непосредственно под узлом семядолей (т. е. в более молодой части гипокотиля) сосуды находятся в начальной фазе развития и их меньше, чем в средней части гипокотиля, где они более сформированы. В целом количество их уменьшается в направлении от узла семядолей, и в нижней части гипокотиля сосудов еще нет.

При прорастании становится заметной корневая шейка благодаря утолщению оболочек у некоторых клеток эндодермы. Во второй половине апреля проростки начинают энергично расти (см. таблицу). Семядоли еще остаются вдоль сложенными, но распрямляются и кожура сбрасывается. Гипокотиль продолжает разрастаться, но корень растет быстрее и удлиняется примерно в 10 раз (по сравнению с длиной корня в фазе зародыша). Заметно увеличиваются размеры первой пары листьев и объем конуса нарастания вследствие увеличения количества клеток и их размеров в его поперечнике и в высоту. Корневая шейка внешне выделяется бурой окраской и шероховатой поверхностью, так как несет большое количество корневых волосков. Рост ее медленный, она удлиняется всего в 2—3 раза по сравнению с зародышем прорастающего семени. Гипокотиль продолжает расти главным образом под узлом семядолей, судя по меткам, нанесенным на него через каждый миллиметр в начале прорастания.

В этой фазе у проростков значительно продвинулось развитие проводящей системы, которая, в основном, все еще представлена следами семядолей по всей длине гипокотиля, корневой шейки и значительной части корня (рис. 1, табл. II, *3*). Особенно заметно продвинулось развитие в них первичной ксилемы, но неодинаково в разных частях оси проростка. Под узлом семядолей, где еще продолжается интенсивное деление прокамбия, протоксилема и особенно метаксилема находятся на начальных этапах развития и объем их меньше, чем в более взрослой части гипокотиля. В средней и особенно в нижней части гипокотиля сосуды метаксилемы уже не вдаются в сердцевину, но дифференцируются по ее периферии; протоксилема также отклоняется в стороны и истощается. На границе с корневой шейкой в прокамбиальном кольце были обнаружены группы протоксилемы, чередующиеся с флоэмой, причем некоторые ее сосуды уже разрушаются. Эта протоксилема не идентична с протоксилемой коллатеральных пучков — следов семядолей (рис. 1, *г*).

Корневая шейка в этой фазе проростка ясно выделяется по ряду анатомических признаков. В отличие от гипокотиля и корня в ней отчетливо выражена эндодерма вследствие утолщений оболочек и интенсивного их окрашивания. Оболочки прилегающих к ней клеток коровой паренхимы также утолщены и сильнее окрашиваются. Клетки коры и сердцевины крупнее, чем в гипокотиле; на границе с корнем размеры тех и других и их количество уменьшаются.

В корневой шейке заметно возрастает, по сравнению с гипокотилем, количество сосудов метаксилемы; просвет их члеников в $1^1/_2$—2 раза больше (рис. 1, *д*). Протоксилема корневой шейки является непосредственным продолжением протоксилемы нижней части гипокотиля, чередующейся с флоэмой, но здесь еще нет разрушающихся сосудов; в отличие от коллатеральной протоксилемы гипокотиля сосуды ее более крупные, оболочки их сильнее утолщены, она производит впечатление более старой, так как членики ее уже не содержат протопласта.

На протяжении всей корневой шейки количество проводящей ткани, особенно ксилемы, резко снижается по направлению к корню. На границе с ним метаксилема исчезает совсем. Протоксилема и чередующаяся с нею первичная флоэма продолжаются в корень. Их объем и количество элементов в них уменьшаются вдоль корня. На расстоянии приблизительно 1 см от кончика корня протоксилема переходит в ее инициали, а затем в недифференцированный прокамбий. Истощение пучков флоэмы происходит более постепенно. Количество и размеры слизевых ходов в ней снижаются и сменяются слепыми их окончаниями в виде разросшихся клеток, еще с протопластом.

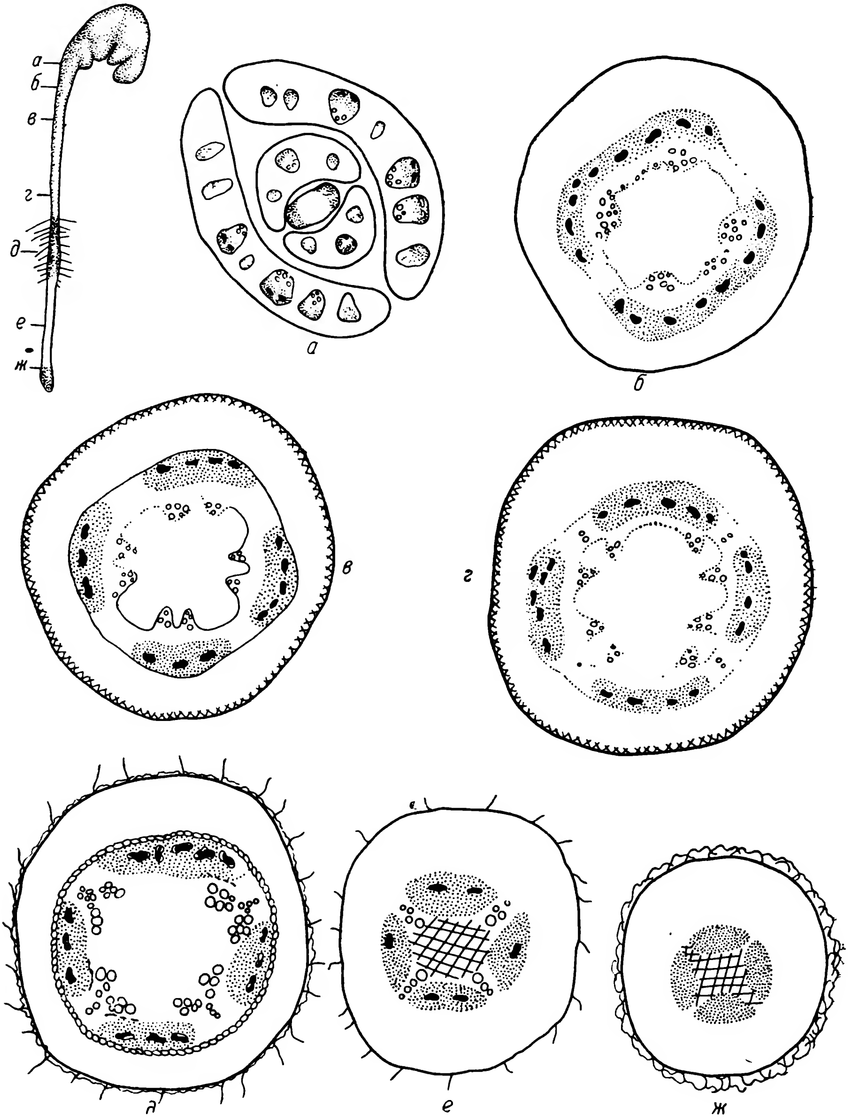


Рис. 1. Поперечные срезы через проросток клена (вторая половина апреля).

а — над узлом семядолей; б — узел семядолей; в — верхняя часть гипокотиля; г — средняя часть гипокотиля; д — корневая шейка; е — базальная часть корня; *ж* — кончик корня.

Центральная часть корня занята формирующейся метаксилемой, которая развивается независимо от метаксилемы корневой шейки (рис. 1, *е*, *ж*). В базальной части корня сосуды метаксилемы, с еще слабо утолщенными и неодревесневшими оболочками, как бы упираются в прослойку паренхимных клеток с извилистыми стенками, подстилающую сердцевину корневой шейки. Ниже членики метаксилемы еще имеют протопласт, а на расстоянии 2 мм от внутренней границы корневого чехлика они сменяются инициалями метаксилемы. Следовательно, уровень дифференциации ее значительно выше, чем у зародыша и проростка в начале его развития.

У проростков, собранных в начале мая (см. таблицу), семядоли расходятся, так как интенсивно растет почка и удлиняется эпикотиль. Первая пара листьев достигает 1 см длины, в их пазухах заложились зачатки почек. Размеры конуса нарастания, в связи с началом пластохрона четвертой пары листьев, несколько меньше, чем у проростков, взятых в конце апреля. Гипокотиль продолжает удлиняться, но рост корня превосходит рост гипокотиля. Напротив, корневая шейка почти не разрастается.

Толща коры в гипокотиле по числу клеток остается прежней на всем его протяжении. Переход в корневую шейку резко обозначается благодаря утолщению оболочек и интенсивному окрашиванию клеток эндодермы. В этой фазе развития проростка эндодерма отчетливо выражена и в корне.

Проводящая система в удлиняющемся эпикотиле представлена тесно сближенными пучками листовых следов. В следах первой пары листьев происходит вторичный рост. Следы второй пары состоят лишь из прокамбия и флоэмы.

В узле семядолей их следы значительно крупнее листовых и содержат относительно больше первичных тканей, но вторичный рост в них слабее. В листовых следах прокамбий почти весь дифференцируется во флоэму, а ксилема в основном вторичная. Под узлом семядолей, в синтетических пучках, составленных листовыми и семядольными следами, заметно возрастает ширина камбиальной зоны (до 5 клеток). В верхней части гипокотиля образуется почти кольцо камбия и флоэмы, тогда как ксилема — в виде четырех широких массивов, бифуркирующих в связи с характером роста гипокотиля, на расстоянии 2 см от узла семядолей, т. е. ниже, чем у прорастающего семени. Первичная ксилема в них истощается и разрушается вниз по гипокотилю. В том же направлении ослабевает вторичный рост, и камбиальная зона становится узкой.

В корневой шейке протоксилема также разрушается, сохраняясь лишь на границе с корнем. Камбиальная зона шире, чем в нижней части гипокотиля, и вторичный рост сильнее, но последние камбиальные производные в ксилеме представлены только паренхимой. Ранний луб и перимедулярная зона утолщаются и одревесневают. Сильнее одревесневает и вторичная ксилема.

В базальной части корня также происходит вторичный рост. Камбий корня является продолжением камбия пучков гипокотиля и корневой шейки, но выражен здесь он уже не в форме кольца на поперечном сечении, а в виде дуг, их размеры уменьшаются вниз по корню, и вторичный рост постепенно затухает.

Еще заметнее преобладает рост почки и корня над ростом гипокотиля, когда у проростков прекращается разрастание семядолей и они полностью расходятся. Корневая шейка почти не разрастается и твердеет. Почка несет уже три пары листьев с зачатками пазушных почек и обозначаются бугорки четвертой пары (см. таблицу). Подобно проросткам желтой акации (Кондратьева-Мельвиль, 1961), листья первой пары, формирующиеся еще у зародыша, отличаются более простой формой от последующих, примордии которых разрастаются у проростка много времени спустя.

Вторичный рост усиливается во всей оси, очевидно в связи с развитием почки. В эпикотиле камбий имеется не только в следах первой пары, но и второй пары листьев. Он продуцирует главным образом флоэму, но в более крупных почках откладываются сосуды вторичной ксилемы (рис. 2, *а*).

Анатомические изменения в гипокотиле коррелируют с ростом листьев. В нем создается кольцевая структура стеблевого типа (рис. 2,*б*,*в*).

причем доминирующее значение имеют уже не семядольные, а листовые следы, аналогично гипокотилю у *Acer pseudoplatanus* (Holden a. Bexon, 1923).

Утолщение и одревеснение раннего луба происходят не только в корневой шейке, как у более молодых проростков, но и в гипокотиле и даже в эпикотиле. Оно, очевидно, сопряжено с вторичным ростом. Так, в узле семядолей, в их следах вторичный рост слабее, чем в листовых, и одревеснение раннего луба незначительно. Непосредственно под узлом, в синтетических пучках, включающих семядольные следы, усиливается вторичный рост, а вместе с тем увеличиваются участки одревесневшего раннего луба (рис. 2, *б*).

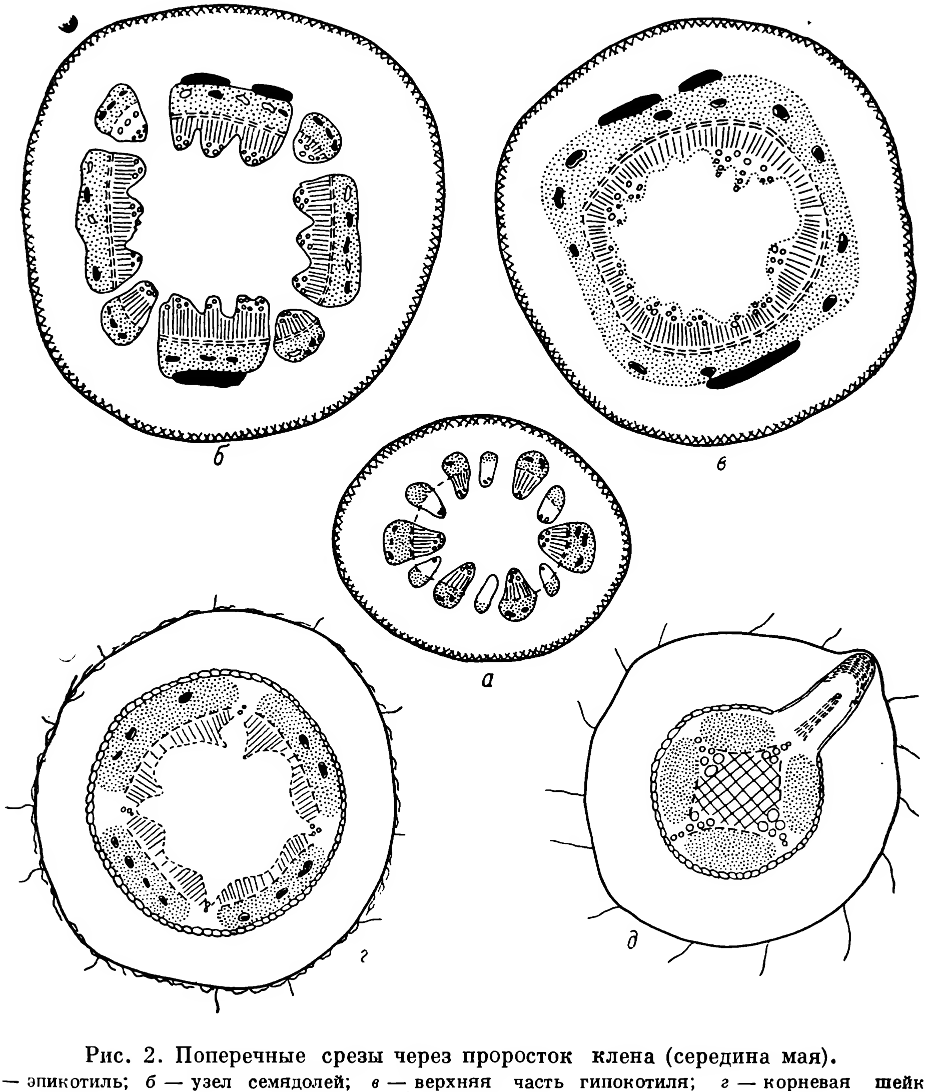


Рис. 2. Поперечные срезы через проросток клена (середина мая).
а — эпикотиль; *б* — узел семядолей; *в* — верхняя часть гипокотиля; *г* — корневая шейка; *д* — корень.

Наряду с вторичным ростом ксилемы происходит разрушение первичной ксилемы в гипокотиле и особенно в корневой шейке, — в ней еще видна деградирующая метаксилема, но протоксилема исчезает бесследно (рис. 2, *г*), сохраняясь лишь на границе с корнем.

В этой фазе развития камбий простирается не только в базальную часть корня (как у более молодого проростка), но по крайней мере до половины его длины. Обращает на себя внимание то, что очаги меристемы — зачатки боковых корней возникают там, где камбий еще не отделяет вторичную ткань (рис. 2, *д*). Ближе к кончику корня, где еще нет камбия, нет и зачатков боковых корней.

Обсуждение

Изучение развития проростков разных растений показало, что при прорастании их органы растут не одновременно в связи со сложными корреляциями, которые устанавливаются еще у зародыша. У одних растений прорастание начинается с роста корня, семядоли мало разрастаются или лишь недолго растут, но почка бывает сравнительно хорошо развита (Whiting, 1938; Miller a. Wetmore, 1945; Василевская, 1961; наблюдения М. В. Валиханова). У растений с относительно крупными, долго растущими семядолями при прорастании интенсивно растет гипокотиль, рост корня начинается некоторое время спустя и совпадает с ростом почки (Васильченко, 1938; Савченко, 1956; Кондратьева-Мельвиль, 1961). Таков же характер развития проростков у клена *Acer platanoides*, — крупные и зеленеющие еще у зародыша семядоли относительно долго остаются фотосинтезирующими органами. Прорастание у него начинается с роста гипокотиля, рост корня вначале отстает от гипокотиля, но обгоняет его, когда в рост трогается почка.

Неразличимая у зародыша корневая шейка начинает выделяться при прорастании. По существу она представляет собою слабо разрастающуюся зону гипокотиля зародыша. Будучи более взрослой, чем гипокотиль и корень проростка (так как зародыш формируется в предыдущий вегетационный период), она отличается от них утолщением эндодермы, более крупными размерами заметно вакуолизированных клеток коровой паренхимы и сердцевины. В корневой шейке у более молодых проростков значительно больше сосудов метаксилемы, чем в гипокотиле, что отмечено также для травянистых двудольных (Василевская, 1959, 1961; Валиханов, 1962 г.). Более крупные их размеры, по-видимому, обусловлены слабым удлинением корневой шейки у проростка и развитием на ней корневых волосков. Вначале прорастания, когда зародышевый корень еще мал, корневая шейка выполняет функцию всасывающего органа.

В отличие от корневой шейки, гипокотиль проростка развивается за сравнительно короткий период времени — от начала прорастания до полного расхождения семядолей. Он растет интенсивно и вместе с тем неравномерно, у клена — своей верхней частью.

Строение гипокотиля как переходной зоны, в которой осуществляется переход от структуры корня, с характерным для него чередованием флоэмы и экзархной ксилемы, к эвстеле стебля с коллатеральными пучками, давно привлекало внимание анатомов. Разрешение этого вопроса проводилось, в основном, при изучении структуры проростка. В. К. Василевская (1959) в критическом обзоре этих работ указывает, что статический метод изучения большинства из них позволил осветить лишь некоторые фазы развития проростка. Результаты нашей работы дают возможность рассмотреть развитие структуры этой зоны в связи с ростом органов зародыша при прорастании.

Мы считаем, что особенности роста гипокотиля и корневой шейки накладывают свой отпечаток на их структуру. Существенное значение при этом имеют различия в возрасте отдельных частей оси. Ткани гипокотиля проростка более молодые, и в их развитии нет разрыва во времени. Корневая шейка — более взрослая часть оси проростка. Некоторые ее ткани сформировались еще в предыдущий вегетационный период, проводящие же ткани, особенно ксилема, находятся ко времени прорастания на ранних этапах своего развития.

Известно, что при развитии зародыша в его оси рано возникает прокамбиальный тяж, переходящий с развитием сердцевины в цилиндр, в котором закладываются, на чередующихся радиусах, инициали протоксилемы и первичной флоэмы (Miller a. Wetmore, 1945; Reeve, 1948; Mahlberg, 1960). В зрелом зародыше клена такой характер строения проводящей ткани свойствен нижней части его гипокотиля (в дальнейшем — это корневая шейка). В верхней его части ко времени прорастания активизируется развитие тканей в связи с разрастанием семядолей и почки. Прокамбий развивается в меристематическом образовательном кольце почти одновременно с развитием коровой паренхимы и средцевины. Инициали ксилемы (здесь коллатеральной) образуют выступы в еще молодую сердцевину. Следует подчеркнуть, что она не является прямым продолжением ранее заложившейся экзархной протоксилемы в нижней части гипокотиля. Характер расположения этих разорванных по времени заложения протоксилем соответствует описанному Шово (Chauveaud, 1911) для очень молодых проростков. Независимое развитие протоксилемы в узле семядолей и в оси (гипокотиль—корень) констатирует Бильзапутра (Bilsaputra, 1961) в сем. Маревых и Шилова (1962) у некоторых вересковых.

При прорастании клена узел семядолей далеко отодвигается от нижней зоны гипокотиля зародыша, т. е. корневой шейки, структура которой сложилась, в основном, еще в зародышевый период жизни растения. Семядольные следы в растущей, т. е. верхней части гипокотиля, продолжают развиваться почти одновременно с другими первичными тканями. Ксилема в коллатеральных пучках дифференцируется базипетально и прерывисто: формирующиеся членики ее сосудов обнаруживаются на разных уровнях по длине гипокотиля. Вместе с тем уже у молодых проростков разрушается экзархная протоксилема на границе с корневой шейкой. На разрушение экзархной протоксилемы вплоть до ее исчезновения указывали еще Шово (1911), Томас (Thomas, 1914) и другие ранние исследователи. Это же констатировано и в более поздних работах (Hufford, 1938; Василевская, 1959, 1961).

Метаксилема следов семядолей представляет собою своего рода непрерывную магистраль по всей длине гипокотиля и корневой шейки проростка, но не переходит в корень. В верхней части гипокотиля она образует вместе с протоксилемой выступы в сердцевину, в нижней же его части и в корневой шейке первичная ксилема отклоняется от вертикали: протоксилема истощается, а метаксилема, дифференцируясь в перимедуллярной зоне, располагается тангентально. Возможно, что такое ее расположение ограничивается сердцевиной, сформированной здесь задолго до дифференциации метаксилемы. Количество сосудов метаксилемы резко возрастает в корневой шейке, но метаксилема истощается на границе с корнем. Таким образом, метаксилема корня не идентична с метаксилемой гипокотиля, так же, например, как в проростках травянистых растений (Василевская, 1959, а также наблюдения М. В. Валиханова). Ее развитие стимулируется меристемой конуса нарастания корня.

Холден и Бексон (Holden a. Bexon, 1923), изучая проводящую систему гипокотиля *Acer pseudoplatanus*, говорят об ее интеркалярном характере. Мы считаем, что изменения в конструкции и ходе пучков в гипокотиле проростка связаны, кроме того, с развитием следов первой пары листьев и зачатков пазушных почек семядолей. Развитие этих следов обусловливает паренхиматоз семядольных следов в узле, их расщепление и бифуркацию на разных уровнях гипокотиля. Процессы, происходящие здесь, сходны с теми, которые наблюдаются в узле стебля в связи с причленением следов почек и вышерасположенных листьев. Поэтому значительную часть гипокотиля можно рассматривать как растянутый узел семядолей.

Можно согласиться с Бильзапутрой (Bilsaputra, 1961) в том, что длина переходного района зависит от того, какой своей частью растет гипокотиль. От особенностей его роста и от характера причленения пучков в нем будет проявляться стеблевой или корневой тип структуры. Таким образом, происходящие в гипокотиле расщепления пучков и отклонения их от вертикали не приводят к повороту пучков в том смысле, как это понималось основоположниками этой теории (см. Василевская, 1959) и как излагается в нашей учебной литературе. Необходимо еще раз подчеркнуть, что протоксилема коллатеральных пучков гипокотиля не идентична с протоксилемой корневой шейки, так же как метаксилема гипокотиля и корневой шейки не идентична с метаксилемой корня.

Характерное для корня строение закладывается на ранних этапах развития зародыша (Miller and Wetmore, 1945; Reeve, 1948; Mahlberg, 1960). Еще Хил и де Фрэн (Hill a. de Fraine, 1912), изучая проростки с нормальным числом семядолей и многосемядольные, указывали на соответствие между строением корня и развитием следов семядолей. Ли (Lee, 1914) констатировала, что значение имеет также уровень, на котором происходит слияние следов боковых и средней жилки в гипокотиле. Василевская (1959, 1961) выявила у ряда двудольных связь между типом строения корня и жилкованием семядолей. У зародыша клена также была обнаружена связь между типом корневой структуры и строением проводящей системы гипокотиля, составленной следами семядолей. Анатомы, констатировавшие связь между типом строения корня и васкуляризацией гипокотиля, фиксировали внимание на развитии ксилемы. Мы считаем, что решающее значение имеет развитие в корне флоэмы. У зародыша клена тяжи флоэмы как продолжение базипетально дифференцирующейся флоэмы следов семядолей простираются только в базальную часть корня, но ее влияние на прокамбиальный стержень в корне проявляется почти на всем его протяжении. Уже под конусом нарастания клетки прокамбия, подстилаемые флоэмой, делятся оживленнее остальных его клеток, последние несколько разрастаются и вакуолизируются, их можно рассматривать как потенциальную метаксилему. На расстоянии 200—220 μ от инициалей конуса нарастания они действительно переходят в еще делящиеся инициали метаксилемы; число ее лопастей, естественно, соответствует числу тяжей флоэмы в основании корня.

Разрастание и вакуолизация центральных клеток прокамбия близ конуса нарастания были замечены Миллером (Miller, 1958). Различие в частоте деления клеток прокамбия близ конуса нарастания констатирует Торри (Torrey, 1954) в опыте с культурой изолированных корней гороха. Причину этого он усматривает в биохимических особенностях клеток меристемы и считает, что дифференциация проводящих тканей корня контролируется исключительно ею. Однако размеры взятых в опыте отрезков корней (0.5 мм) слишком велики, чтобы гарантировать исключение воздействия более взрослых тканей. Мы считаем, что более частые деления клеток в секторах, являющихся непосредтсвенным продолжением флоэмы базальной части корня, обусловлены влиянием флоэмы как проводника питательных веществ и фитогормонов. Еще Хилл и де Фрэн (Hill a. de Fraine, 1912), следуя Иосту, допускали возможность влияния зрелых тканей проростка на меристематические. Позднее это предположение подтвердилось в ряде работ.

Со времени прорастания клена устанавливается тесная координация в развитии корня и почки. Рост главного и образование боковых корней совпадают с ростом почки. Вторичный рост в корне также коррелирует с ростом почки, что было замечено у ряда других видов растений (Thoday, 1939; Мокеева, 1940; Савченко, 1956; Дорофеев, 1957; Сизова, 1957; Василевская, 1959, 1961; Кондратьева-Мельвиль, 1959, 1961). Боковые корни, как правило, возникают близ камбия, в тех местах, где еще нет вторичного роста. По-видимому, заложение очагов меристемы, из которых разовьются боковые корни, стимулируется камбием, так же как это наблюдается при возникновении придаточных корней. Косвенным доказательством служат опыты Пекет (Pecket, 1957) с изолированными корнями гороха: добавление в питательную среду гетероауксина сопровождалось увеличением количества боковых корней.

Наши наблюдения подтверждают замеченную еще С. П. Костычевым (1917) и В. Г. Александровым (1954) связь между вторичным ростом и одревеснением. Так же как у проростков *Acer pseudoplatanus* (Holden a. Bexon, 1923) и желтой акации (Кондратьева-Мельвиль, 1961), в корне проростка клена при наступлении вторичного роста происходит усиление одревеснения и превращение раннего луба в механическую ткань. В общем лишь всасывающая зона корня проростка связана в своем развитии с деятельностью меристемы конуса нарастания корня, а развитие и строение остальной его части отражают воздействие на него побега.

Влияние растущей почки, естественно, еще сильнее проявляется на структуре гипокотиля. С увеличением возраста проростков объем семядольных следов в гипокотиле уступает объему листовых следов, с более сильным вторичным ростом в них, и в нем складывается, подобно побегу, кольцевой тип строения проводящей системы.

Заключение

1. Неодновременное развитие органов у клена при прорастании определяется взаимосвязями между ними, которые бывают выражены уже у зародыша. Разрастание семядолей обусловливает рост гипокотиля; следующее затем развитие почки сопровождается ростом главного корня и образованием боковых.

2. Корневая шейка представляет собою слабо удлиняющуюся зону гипокотиля зародыша. Ряд ее анатомических особенностей связан с ее бо́льшим возрастом по сравнению с корнем и гипокотилем проростка.

3. Бо́льшая часть гипокотиля проростка клена является растянутым узлом семядолей. Его анатомические особенности связаны с более молодым, по сравнению с корневой шейкой, возрастом и вставочным ростом.

4. Листья, формирующиеся в почке зародыша, отличаются более простой формой от листьев проростка, выросших после прорастания.

5. Развитие тканей зародыша и проростка коррелирует с развитием их органов.

6. Проводящие ткани зародыша и проростка составляют взаимосвязанную систему, развитие которой отражает характер развития их органов. Проводящая система оси (гипокотиль—корень) зародыша формируется в основном в связи с ростом семядолей. В корне зародыша и в кончике корня проростка развитие тканей в основном связано с деятельностью меристемы конуса нарастания корня, но тип первичного строения корня определяется характером развития пучков в гипокотиле.

7. Развитие проводящей системы в оси проростка происходит при доминирующем влиянии почки, и в гипокотиле складывается стеблевой тип структуры. Вторичный рост в гипокотиле и в корне стимулируется растущей почкой. С ним коррелирует усиление одревеснения ксилемы, а также утолщение и превращение в механическую ткань раннего луба.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 3, 1. — Василевская В. К. (1961). О связи между строением корня и жилкованием семядолей. Вестн. ЛГУ, сер. биолог. 21, 4. — Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — Дорофеев В. Ф. (1957). Морфолого-анатомическое исследование вегетативных органов культурных представителей рода *Brassica* L. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц., 31, 2. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. журн., 9. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1959). Анатомические особенности проростков дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 3, 1. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. журн., 11. — Костычев С. П. (1917). О строении стебля двудольных растений. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — Мокеева Е. А. (1940). Биолого-анатомическое исследование люцерны. — Савченко М. И. (1956). Об образовании «чехла» на корнях одуванчика. Бот. журн., 3. — Сизова М. А. (1957). Анатомическое изучение формирования корнеплода у моркови. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц.. 31, 2. — Шилова Н. В. (1962). Строение зародыша и проростка в подсемействе *Andromedoideae*. Бот. журн., 3. — Bilsaputra T. (1961). Anatomical and morphological studies in the *Chenopodiaceae*. II. Vascularization of the seedling. Austral. J. Bot., 9, 1. — Chauveaud G. (1911). L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 9, 13. — Hill T. a. de E. Fraine. (1912). On the influence of the structure of the adult plant upon seedling. New Phytolog., 11, 8. — Holden H. a. D. Bexon. (1923). On the seedling structure of *Acer pseudoplatanus* Ann. Bot., 37 : 148. — Hufford G. (1938). Development and structure of the watermelon seedling. Bot. Gaz., 100, 1. — Lee E. (1914). Observation on the seedling anatomy of certain sympetalae. Ann. Bot., 28 : 59. — Mahlberg P. (1960). Embryogeny and histogenesis in *Nerium oleander* L., I. Phytomorphology, 10, 2. — Miller R. (1958). Morphology of *Humulus lupulus* L., I. Am. J. Bot., 45, 5. — Miller H. a. R. Wetmore. (1945). Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. The seedling. Amer. J. Bot., 32, 10. — Pecket R. (1957). The initiation and development of lateral meristems, in the pea root. I. The effect of young and of mature tissues. J. Exptl. Bot., 8, 23. — Reeve R. (1948). Late embryogeny and histogenesis in *Pisum*. Amer. J. Bot. 35, 9. — Thoday D. (1939). Interpretation of plant structure. Nature, 144 : 3648. — Thomas E. (1914). Seedling anatomy of *Ranales*, *Rhoeodales* and *Rosales*. Ann. Bot., 28, 59. — Torrey J. (1954). On the determination of vascular patterns during tissue differentiation in exised pea roots. Amer. J. Bot., 42, 2. — Whiting A. (1938). Development and anatomy of primary structures in the seedling of *Cucurbita maxima*. Bot. Gaz., 99, 3.

Ленинградский
государственный университет.

THE STRUCTURE OF THE EMBRYO AND THE SEEDLING OF *ACER PLATANOIDES* L.

By H. A. Kondratieva-Melville

SUMMARY

The structure of the embryo and the seedling of *Acer platanoides* L. at different ages has been studied. Some correlations in the development of their organs have been established. The development of tissues was studied in its interrelation with the growth of organs. The characteristic features of the structure of hypocotil, as a structure transitional between those of the stem and the root, is discussed.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Д. Ф. Проценко и И. Г. Шматько

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

(Получено 26 II 1962)

Водный режим пшениц в связи с сортовым составом изучали Н. Л. Удольская (1936), И. А. Стефановский (1950) и другие. В работах этих авторов приводятся данные о яровых пшеницах как о наименее устойчивых в засушливых условиях. Между тем и озимые пшеницы в годы с недостаточным количеством осадков и высокими температурами воздуха значительно снижают урожай. В этом отношении климатические условия Юга и Юго-Востока европейской части СССР являются особенно неблагоприятными для внедрения многих урожайных, но незасухоустойчивых сортов озимой пшеницы. Поэтому при возделывании пшеницы в этих районах, а также и для селекционных целей необходимо иметь данные о физиологической характеристике сорта и особенно об отношении его к условиям водного режима.

Настоящая работа и посвящана этому вопросу. В течение 1959—1961 гг. нами проводились исследования в Одессе во Всесоюзном селекционно-генетическом институте им. Т. Д. Лысенко, на Запорожской областной сельскохозяйственной станции и в опытном хозяйстве Украинского научно-исследовательского института физиологии растений в условиях Киева. Для изучения водного режима озимых пшениц мы остановились на 8 сортах, высеваемых в УССР, а именно: 'Одесская 3', 'Одесская 16', 'Одесская 21', 'Белоцерковская 198', 'Мичуринка', 'Веселоподолянская 499', 'Восход' и 'Безостая 1'.

При изучении водного режима растений этих сортов определялось следующее: а) водоудерживающая сила листьев (по методу А. А. Ничипоровича), б) интенсивность водоотдачи надземной части растений, в) водонасасывающая способность листа, г) интенсивность транспирации — весовым методом, д) концентрация клеточного сока — рефрактометрически, е) остаточный и дневной водный дефицит, ж) формы воды — по методу Н. А. Гусева (1959).

Результаты определений за 1961 г. изложены ниже. При этом в таблицах приводятся данные, характеризующие изменение тех или иных показателей как на протяжении всего вегетационного периода, так и в отдельные фазы роста озимой пшеницы. Такая же закономерность была получена и в другие годы.

Водоудерживающая сила листьев является динамичным показателем и сильно варьирует в зависимости от фазы роста растений, от метеорологических условий периода вегетации, от условий агротехники, времени суток, длительности обезвоживания и т. д. По данным В. А. Новикова (1931) и Е. В. Лебединцевой (1929—1930), она выше у засухоустойчивых форм растений, а в опытах И. А. Коломийца (1934), Е. И. Нестеровой (1935) и других такой корреляции не наблюдалось.

Определяя водоудерживающую силу листьев в разные фазы роста у различных сортов озимой пшеницы, мы не получили во многих случаях существенных различий при анализе растений одного и того же происхождения, в частности между сортами одесской селекции. Исследование более отдаленных форм показало (табл. 1), что растения сорта 'Восход' лишь в первый срок определения, после перезимовки, занимали среднее положение по величине водоудерживающей силы листьев.

ТАБЛИЦА 1

Изменение водоудерживающей силы листьев по фазам роста растений пшеницы (экспозиция в часах)

Сорта	Водоудерживающая сила листьев (в % от общей влажности)							
	31 VIII		21 IV		27 V		20 VI	
	4	8	4	8	4	8	4	8
'Восход'	58.5	35.8	15.0	0.2	8.4	0.6	2.0	0.7
'Одесская 3'	63.0	45.2	19.9	1.1	13.7	0.4	3.0	1.7
'Белоцерковская 198'	49.3	29.6	29.1	1.3	14.5	1.8	1.5	0.5
'Безостая 1'	48.3	29.8	24.5	0.3	10.0	0.6	3.0	1.3

В период трубкования и в начале цветения водоудерживающая сила листьев у растений этого сорта была наиболее низкой, в период молочной спелости несколько выше, чем у сорта 'Белоцерковская 198', но значительно ниже, чем у сортов 'Одесская 3' и 'Безостая 1'. Растения сорта 'Одесская 3' в большинстве случаев отличались более высокой водоудерживающей силой листьев.

В течение весенне-летнего периода вегетации было проведено несколько анализов по определению интенсивности водоотдачи надземной части растений. При этом анализы проводились тогда, когда средний максимум температуры воздуха достигал 26.6°, а абсолютный максимум 30°. Почти во всех случаях засухоустойчивые сорта отличались меньшим уровнем водоотдачи. В связи с этим мы приводим данные, полученные в период налива и молочной спелости зерна, так как водообеспеченность в этот период является одним из факторов, определяющих урожай.

Наибольшую степень оводненности при подсушивании сохраняли в период налива зерна растения сорта 'Одесская 3', а в период молочной спелости 'Белоцерковская 198'. Более интенсивно отдавали воду растения сорта 'Восход' (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность водоотдачи надземной части растений различных сортов пшеницы

Сорта	Оводненность (в % от общей влажности)			
	в период налива зерна		в период молочной спелости зерна	
	экспозиция (в часах)			
	4	8	4	8
'Восход'	76.4	58.9	73.0	55.6
'Одесская 3'	85.4	74.0	82.7	58.3
'Белоцерковская 198'	77.1	56.0	85.3	70.3
'Безостая 1'	79.9	65.3	79.4	55.4

О способности растений переносить длительное обезвоживание дает представление, в частности, водонасасывающая способность листа. Более высокая сосущая сила, определяющая водонасасывающую способность листа, полнее обеспечивает водообмен на необходимом уровне. В табл. 3 приводятся данные из серии определений водонасасывающей способности листа. Из таблицы видно, что большей величиной этого показателя отличались в период налива зерна растения сортов ‘Одесская 3’ и ‘Одесская 16’, а в период молочной спелости — сортов ’Мичуринка’ и ‘Безостая 1’. Наиболее низкую водонасасывающую способность листа в оба периода имели растения сорта ‘Восход’.

Потребность растений в воде М. Ф. Лобов (1948) определял на основании величины концентрации клеточного сока. В работе Н. С. Петинова (1959) объясняется связь между концентрацией, осмотическим давлением клеточного сока и физиологическими процессами. Исследуемые нами сорта характеризовались повышением концентрации и осмотического давления клеточного сока листьев по мере приближения к концу вегетации (табл. 4), причем наиболее низкими величинами этих показателей в период цветения и налива зерна отличались растения сорта ‘Восход’.

ТАБЛИЦА 3

Величина водонасасывающей способности листа у различных сортов пшеницы

Сорта	Водонасасывающая способность (в %)	
	в период налива зерна	в период молочной спелости зерна
‘Восход’	44.03	69.12
‘Одесская 3’	60.69	72.09
‘Одесская 16’	58.96	74.11
‘Белоцерковская 198’	49.50	67.73
‘Безостая 1’	56.93	79.03
’Мичуринка’	61.36	79.85

Содержание общей воды в листьях растений в период цветения на протяжении дня изменялось следующим образом: в утренние часы количество влаги было, как правило, наибольшим (64.0—67.0%), в полуденные часы оно снижалось (50.7—62.7%), а в вечерние часы снова повышалось (65.3—66.7%), хотя в пределах одного сорта и не превышало того уровня, который был отмечен в утренние часы. Подобные же колебания содержания влаги наблюдал и А. М. Алексеев (1948). Однако отмеченная закономерность проявлялась не у всех сортов: у растений сорта ‘Одесская 21’ содержание влаги в вечерние часы составило 65.7% а утром 64.0%. Наименьший водный дефицит в листьях растений был отмечен как в утренние, так и в вечерние часы у сорта ‘Белоцерковская 198’, а в дневные — у сорта ‘Одесская 21’.

ТАБЛИЦА 4

Концентрация и осмотическое давление клеточного сока листьев озимой пшеницы

Сорта	27 IV		1 VI		12 VI	
	конц.	осмот. давл.	конц.	осмот. давл.	конц.	осмот. давл.
’Восход’	6.72	5.22	7.61	5.94	10.57	8.42
’Одесская 16’	8.68	6.86	9.07	7.16	12.69	10.28
’Белоцерковская 198’	6.35	4.97	7.94	6.21	14.81	12.12
’Безостая 1’	8.36	6.58	11.71	9.41	14 52	11.88

Водообеспеченность растений зависит, безусловно, и от интенсивности транспирации. Наибольшей величиной ее в период цветения отличались растения сорта ‘Одесская 21’ (10.92%), несколько меньшей — растения сортов ‘Мичуринка’ и ‘Безостая 1’ (9.22 и 9.08%); близкой была интенсивность транспирации листьев у сортов ‘Восход’ и ‘Белоцерковская 198’ (7.66 и 7.48%). Менее других испаряли влагу листья сортов ‘Одесская 16’ и ‘Одесская 3’.

В начале молочной спелости интенсивность транспирации определялась на протяжении всего дня (табл. 5). Наибольшая интенсивность транспирации листьев отмечена в утренние часы у растений сорта ‘Восход’, в полуденные — у сорта ‘Одесская 21’, а в 5 часов дня — у растений сортов ‘Одесская 21’ и ‘Мичуринка’. Самой низкой величиной транспирации в утренние часы отличались растения сортов ‘Одесская 21’ и ‘Одесская 3’, в полуденные часы — сорта ‘Восход’, а в 5 часов дня — сортов ‘Восход’ и ‘Белоцерковская 198’.

ТАБЛИЦА 5

Интенсивность транспирации листьев озимой пшеницы

Сорта	В % от общей влажности (в часы дня)		
	8 ч. 00 м.	13 ч. 40 м.	16 ч. 40 м.
‘Одесская 21’	1.74	9.56	7.67
‘Одесская 3’	2.30	6.86	4.72
‘Белоцерковская 198’	4.80	10.06	3.67
‘Безостая 1’	4.63	8.12	6.76
‘Мичуринка’	3.99	10.21	7.15
‘Одесская 16’	3.83	8.51	5.17
‘Восход’	7.21	6.07	3.20

Много внимания уделялось изучению различных форм воды в листьях пшеницы изучаемых сортов. Исследования показали, что самым высоким содержанием связанной воды, как правило, характеризуются сорта одесской селекции. В табл. 6 приводятся данные о соотношении форм воды в листьях озимой пшеницы на протяжении вегетационного периода. Из таблицы видно, что наибольшее содержание связанной воды обнаруживается в листьях сорта ‘Одесская 16’, наименьшее — у сорта ‘Восход’ в первые два срока определения, а у сорта ‘Безостая 1’ — в третий срок.

Анализ форм связанной воды показал, что в период от трубкования до колошения у растений сортов одесской селекции было больше осмотически связанной воды, чем у других сортов, а в период цветения и в начале молочной спелости зерна у них было больше коллоидно связанной воды. Полученные данные свидетельствуют о большей стойкости коллоидных систем этих сортов к повышенным температурам.

ТАБЛИЦА 6

Содержание свободной и связанной воды в листьях озимой пшеницы (в %)

Сорта	В период от кущения до трубкования		В период цветения		В начале молочной спелости зерна	
	своб.	связ.	своб.	связ.	своб.	связ.
‘Безостая 1’	46.10	37.10	27.50	47.67	31.63	36.25
‘Восход’	40.10	36.80	25.46	44.18	24.69	42.56
‘Одесская 16’	45.60	37.80	12.34	59.33	16.51	51.88
‘Белоцерковская 198’	44.80	37.40	22.10	51.21	26.91	39.94

По урожайности на опытных участках в 1959 г. отличались сорта ‘Мичуринка’ и ‘Одесская 21’ (45.5 ц/га и 42.0 ц/га), в 1960 г. — ‘Белоцерковская 198’, ‘Одесская 21’ и ‘Одесская 16’ (соответственно 46.8 ц/га, 46.5 ц/га и 43.9 ц/га), в 1961 г. — ‘Безостая 1’ (60.0 ц/га).

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1) для сортовой характеристики водного режима озимых пшениц необходимо изучение их по фазам роста в разных условиях вегетации;

2) такие показатели водного режима, как водоудерживающая сила и водонасасывающая способность листа, интенсивность водоотдачи надземной части растений и др., существенно различались у сортов озимой пшеницы разных селекций;

3) более высокими показателями водоудерживающей силы и водонасасывающей способности листьев, содержания связанной воды и другими отличались сорта озимой пшеницы одесской селекции, в связи с чем они могут быть отнесены к более засухоустойчивым по сравнению с изучаемыми сортами других селекций;

4) эти данные следует принимать во внимание для теоретического обоснования районирования сортов в южных и юго-восточных областях УССР.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М. (1948). Водный режим растения и влияние на него засухи. — Гусев Н. А. (1959). Некоторые закономерности водного режима растений. — Коломиец И. А. (1934). Завядание, количество воды в листьях и засухоустойчивость. Тр. Лабор. физиолог. и биохим. раст. АН СССР, 1. — Лебединцева Е. В. (1929—1930). Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23, 11. — Лобов М. Ф. (1948). О концентрации клеточного сока листьев яровой пшеницы при недостаточном водоснабжении. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 6, 1. — Нестерова Е. И. (1935). Устойчивость к почвенной засухе нескольких сортов яровой пшеницы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 3. 8. — Новиков В. А. (1931). Исследования над засухоустойчивостью растений. Журн. опытн. агроном. Юго-Востока, 9, 2. — Петинов Н. С. (1959). Физиология орошаемой пшеницы. — Стефановский И. А. (1950). Засухоустойчивость яровых пшениц. — Удольская Н. Л. (1936). Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы.

Украинский научно-исследовательский
институт физиологии растений,
Киев.

А. Н. Павлов и Э. Г. Гринфельд

ВЛИЯНИЕ ЧИСЛА ЗЕРЕН В ПОЧАТКЕ НА НАКОПЛЕНИЕ ЗЕИНА В ЗЕРНЕ КУКУРУЗЫ

С 1 рисунком

(Получено 15 I 1962)

Спирторастворимая фракция белка зерна кукурузы — зеин — является биологически неполноценным белком, так как совершенно не содержит лизина и имеет лишь следы триптофана (Блок и Боллинг, 1949; Белки, 1958). Поэтому изучение закономерностей накопления белков в зерне кукурузы представляет большой интерес.

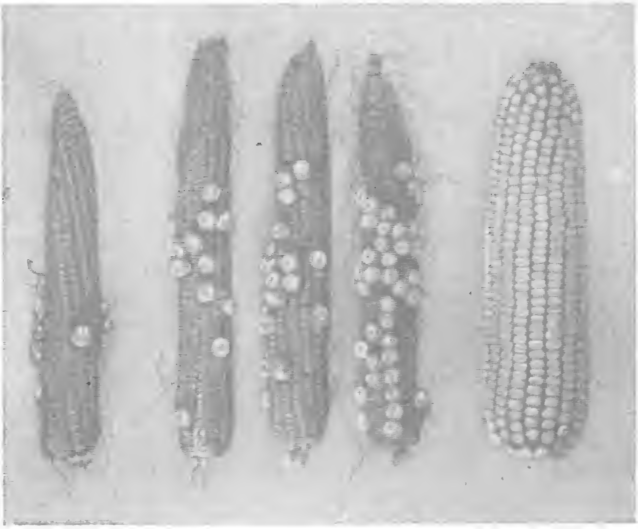
При изучении превращения белковых фракций в прорастающем зерне кукурузы одним из нас (Павлов, 1962) было показано, что зеин при прорастании расходуется в первую очередь и является, вероятно, наиболее «удобоусвояемой» пищей для трогающегося в рост зародыша. Вместе с тем в самом ростке зеина содержалось очень незначительное количество (1—2% от общего азота), и в ходе прорастания процентное содержание зеина в ростке почти не изменялось (Павлов, 1962).

В процессе налива и созревания зерна кукурузы зеин, а также глютелин синтезируются позже, чем альбумины и глобулины. Интенсивный синтез зеина в зерне начинается с наступлением начала восковой спелости и продолжается до полного созревания (Schneider и др., 1952; Перуанский, 1957). Причем зеин накапливается только в эндосперме; в зародыше его почти нет (Schneider и др., 1952; Колобкова, 1958). В созревшем зерне содержание зеина у кукурузы различных ботанических групп колеблется от 20 до 52% от общего содержания белка в зерне (Перуанский, 1957). Известно, что увеличение содержания общего белка в зерне всегда сопровождается повышением относительного содержания зеина (Schneider и др., 1952; Sauberlich и др., 1953а), что и ухудшает его биологическую ценность (Mitchell и др., 1952; Sauberlich и др., 1953б). Такое повышение относительного содержания зеина в зерне, по литературным данным, происходит независимо от того, за счет каких внешних факторов происходит повышение белковистости зерна: за счет ли азотистых удобрений, климатических условий, или других факторов.

Возникал вопрос: во всех ли без исключения случаях повышение содержания белка в зерне сопровождается повышением относительного содержания зеина? В связи с этим нами были проведены опыты, в которых снабжение наливающегося зерна питательными веществами было изменено посредством изменения не внешних факторов, а внутренних: путем уменьшения числа зерен в початке (ограниченным опылением). Из опытов с пшеницей известно (Туманов, 1946; Павлов, 1955), что при уменьшении числа зерен в колосе значительно повышается содержание белка, но абсолютный вес зерна увеличивается мало, т. е. изменяется соотношение поступающих в зерно азотистых веществ и углеводов. Отсюда представляло интерес выяснить, не изменится ли соотношение белковых фракций в зерне кукурузы при изменении снабжения наливающегося зерна кукурузы питательными веществами вследствие уменьшения числа зерен в початке.

Опыты проводились на полях Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства в 1960 г. Объектом исследования была кукуруза 'ВИР-42', выращиваемая при обычной, принятой на полях института, агротехнике. Вегетационный сезон этого года отличался достаточным количеством осадков.

У отобранных, по возможности однородных растений, имевших по одному початку, до начала цветения на початки были надеты пергаментные изоляторы. В фазе цветения в изоляторы через маленькие отверстия вносилось на кончике пера небольшое количество пыльцы, собранной с растений этого же посева. У контрольных растений на початки также были надеты изоляторы, но при опылении под изолятор вносилось большое количество пыльцы. В результате такого опыления ограниченным количеством пыльцы были получены початки с различным числом зерен, колеблющимся от 2 до 60, тогда как контрольные растения имели по 450—500 зерен (см. рисунок). Вегетативная же масса контрольных и подопытных растений была одинаковой. Опыт был проведен на двух фонах: 1) на обычных растениях и 2) на растениях, получивших поздние внекорневые подкормки мочевиной (см. таблицу). В каждом варианте было по 10 растений. Початки были собраны в фазе полной спелости. Зерно анализировалось на содержание общего азота и спирторастворимого белка — зеина. Зеин определялся трехкратной экстракцией в 80%-м этиловом спирте по 30 мин. при температуре 80°, с последующей отгонкой азота по микро-Кьельдалю; предварительно навеска экстрагировалась 5%-м раствором K_2SO_4. Для определения общего азота бралась отдельная навеска.[1] Из данных таблицы прежде всего видно, что при уменьшении числа зерен в початке заметно повысился абсолютный вес зерна. Это увеличение было одинаковым у вариантов с 2—10 и 20—60 зернами. На фоне с внекорневыми подкормками увеличение абсолютного веса зерна при уменьшении числа зерен было несколько бóльшим, чем у растений без подкормок.



Початки кукурузы при ограниченном опылении. *Справа* — контроль.

Уменьшение числа зерен в початке оказало более сильное влияние на содержание белка, чем на увеличение среднего абсолютного веса зерна. Если средний абсолютный вес зерна у подопытнах растений увеличился на 19—28%, то содержание белка повысилось на 36—39%. В отно-

---

[1] В проведении полевых опытов принимал участие студент Кубанского СХИ А. А. Свиридов, а в проведении биохимических анализов — лаборант Г. В. Миронюк.

Влияние числа зерен в початке на накопление зеина в зерне кукурузы

Варианты опыта	Абсолютный вес зерна		Общий N		Спирторастворимый N		Незеиновый N	
	в г	в % к контролю	в % к абс. сух. весу	в % к контролю	в % к абс. сух. весу	в % к контролю	в % к абс. сух. весу	в % к контролю
На обычном фоне:								
контроль	286	100	1.60	100	0.64	100	0.96	100
2—10 зерен в початке	340	119	2.22	139	1.26	197	0.96	100
20—60 зерен в початке	345	121	2.20	138	1.12	175	1.08	112.5
На фоне внекорневых азотных подкормок								
контроль	292	100	1.66	100	0.62	100	1.04	100
2—10 зерен в початке	374	128	2.26	136	1.18	190	1.08	104
20—60 зерен в початки	272	127	2.27	137	1.15	186	1.12	108

шении накопления белка здесь наблюдается та же закономерность, что была отмечена и на пшенице: с усилением снабжения наливающегося зерна питательными веществами за счет уменьшения числа зерен на растении соотношение поступающих в зерно азотистых веществ и углеводов смещается в сторону азотистых веществ. Но самым интересным является то, что увеличение белковистости зерна кукурузы при уменьшении числа зерен на початке происходило целиком за счет повышения содержания зеина. Из таблицы видно, что если содержание зеина в зерне подопытных растений повысилось почти в 2 раза (на 75—97%), то содержание незеинового азота лишь незначительно повысилось в вариантах с 20—60 зернами (на 8—12.5%), а в вариантах с 2—10 зернами совершенно не повысилось. На основании приведенных данных можно заключить, что при селекции кукурузы на высокую белковистость зерна нельзя использовать повышение содержания белка в зерне за счет уменьшения числа зерен в початке, так как это повышение белковистости зерна кукурузы идет за счет повышения содержания неполноценного белка — зеина.

В заключение авторы выражают свою признательность заведующему Отделом селекции и семеноводства кукурузы Краснодарского НИИСХ М. И. Хаджинову за советы по методике проведения опыления ограниченным количеством пыльцы.

ЛИТЕРАТУРА

Белки. (1958). Биохимия белковых веществ, III, ч. I. — Блок Р. и Д. Боллинг. (1949). Аминокислотный состав белков и пищевых продуктов. — Колобкова Е. В. (1958). Азотистый обмен созревающих семян кукурузы. ДАН СССР, 120, 4 : 907. — Павлов А. Н. (1955). Физиологическое обоснование приемов повышения содержания белка в зерне яровой пшеницы в условиях орошения. Канд. диссерт. М. — Павлов А. Н. (1962). О превращении белковых фракций при прорастании семян кукурузы. ДАН СССР, 143, 1 : 235. — Перуанский Ю. В. (1957). Качественный состав белка зерна кукурузы и его изменение при созревании и прорастании. Докл. ВАСХНИЛ, 7 : 11. — Туманов И. И. (1946). Влияние количества питательных веществ на крупность зерна пшеницы и содержание в нем азота. Тр. Инст. физиолог. растен. АН СССР, 3, 2 : 46. — Mitchell H. H., T. S. Hamilton a. I. R. Beadles. (1952). The relationship between the protein content of corn and the nutritional value of protein. J. Nutrition, 48, 4 : 461. — Sauberlich H. E., Wan-Yuin Chang a. W. D. Salmon. (1953а). The amino acid and protein content of corn as related to variety and nitrogen fertilisation. J. Nutrition, 51, 2 : 241. — Sauberlich H. E., Wan-Yuin Chang a. W. D. Salmon. (1953б). The comparative value of corn of high and low protein content for growth in the rat and chick. J. Nutrition, 51, 4 : 623. — Schneider E. O., E. B. Earley a. E. E. De Turk. (1952). Nitrogen fraction of the component parts of the corn kernel as affected by selection and soil nitrogen. Agronomy J., 44, 4, 161.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева Академии наук СССР
и Краснодарский научно-исследовательский
институт сельского хозяйства.

ТОМ 48 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1963, № 2

В. С. Синицкий

ОБ ИСКУССТВЕННОМ ЗАРАЖЕНИИ РЖИ СПОРЫНЬЕЙ

(Получено 30 VI 1962)

Спорынья — широко известная болезнь хлебных злаков, вызываемая паразитным грибом (*Claviceps purpureus* Tul.). В наибольшей степени заражению спорыньей подвержена рожь. В годы с дождливым и холодным летом спорынья развивается настолько обильно, что нередко снижает урожай ржи до 20%, чем причиняет значительный ущерб сельскому хозяйству (Рождественский, 1927). Однако основная опасность рожков спорыньи заключается в том, что употребление в пищу хлеба, содержащего даже очень небольшую примесь склероциев (до 0.05%), вызывает тяжелое заболевание — эрготизм. В годы массового развития спорыньи не раз возникали эпидемии этой болезни, захватывающие целые области. Особенно часто вспышки эрготизма наблюдались в средние века. С 1129 по 1863 г. в странах Западной Европы было зафиксировано более 40 эпидемий (Клаф, 1933). В России массовые заболевания наблюдались довольно часто вплоть до 1926 г.

В связи с этим усилия ученых и работников сельского хозяйства были направлены на разработку всесторонних методов борьбы со спорыньей. Регулярные севообороты, глубокая вспашка, посев в сжатые сроки, тщательная очистка семян, равномерная густота посева и одинаковая глубина заделки семян, а также ряд других агротехнических мероприятий намного снизили поражаемость ржи спорыньей и ликвидировали опасность возникновения эпидемий эрготизма.

Наряду с большими бедствиями, причиняемыми спорыньей, ее склероции уже с XVI в. применяются в акушерской практике для остановки маточных кровотечений. В последние годы в результате всестороннего изучения химических особенностей действующих веществ склероциев спорыньи получены новые препараты, которые находят широкое применение в терапии при лечении гипертонии, стенокардии, мигрени, базедовой болезни, а также в нейрологии и психиатрии (Заболотная, 1959).

Потребность в этом ценном лекарственном сырье возросла, в то время как сбор дикорастущих склероциев спорыньи сократился. Кроме того, низкое содержание алкалоидов в рожках спорыньи, собранных в естественных условиях, не удовлетворяет требованиям фармацевтической промышленности. В связи с этим назрела необходимость искусственного получения склероциев спорыньи.

Мысль об искусственной культуре спорыньи на ржи впервые возникла в Венгрии в 1888 г. (Bekešy, 1956). С этого времени во многих странах Европы проводятся работы по ее выращиванию на ржи. Значительные успехи в этой области достигнуты в Венгрии, Чехословакии и Югославии.

В Советском Союзе впервые заражение ржи спорыньей было проведено в 1921 г. (Рождественский, 1927). В настоящее время в СССР существует ряд совхозов Лекрастреста, в которых проводятся производственные опыты по выращиванию спорыньи на ржи.

Большой ущерб, причиняемый спорыньей при массовом ее развитии на культурных и дикорастущих злаках, с одной стороны, и необходимость искусственной ее культуры для медицины, с другой, требуют всестороннего изучения влияния искусственного заражения на прилогающие поля культурных злаков. Некоторые авторы, например Масалаб (1941), указывали на большую опасность зараженных участков ржи для соседних полей. В Венгрии был издан специальный указ, запрещающий эксперименты по заражению ржи спорыньей. Однако многие исследователи (Falck, 1922; Hecke, 1923; Bekešy, 1956) указывали на преувеличение такой опасности.

Известно, что источником первичного заражения могут быть перезимовавшие склероции, опавшие при уборке урожая ржи. Весной, с наступлением благоприятных условий, склероции прорастают, образуя плодовые тела с большим количеством аскоспор. После созревания аскоспоры выбрасываются из сумок и током воздуха заносятся на завязи цветков ржи. Заражение может происходить только в том случае, если образование аскоспор совпадает с периодом цветения злака. Наблюдения Бекеши (Bekešy, 1956) и Островского (1959 г.) показали, что склероции обычно прорастают на 1—2 недели раньше цветения ржи и не могут вызывать массовой инфекции, поскольку склероции спорыньи, пройдя стадию яровизации в течение зимних месяцев, способны прорастать и образовывать плодовые тела только при достаточно большой влажности почвы (22%) и воздуха (75%) и при температуре 10—15° (Владимирский, 1939). Такие условия создаются значительно раньше наступления фазы цветения ржи. Только в годы с дождливым и холодным летом период цветения ржи и созревания аскоспор могут совпадать. С. И. Ростовцев (1902), Фальк (Falck, 1922), Н. Масалаб (1941), Бекеши (Bekešy, 1956) и другие исследовали зависимость прорастания склероциев от сроков хранения и глубины заделки их в почву. Оказалось, что способность к прорастанию у рожков спорыньи сохраняется только в течение одного года. При прорастании склероции образуют плодовые тела на тонких ножках, длина которых достигает 2—3 см. Следовательно рожки, которые находятся в почве глубже 3 см, не могут вынести плодовые тела на поверхность и вызвать первичное заражение ржи.

Наши опыты по подзимнему посеву семян ржи, смешанных со склероциями спорыньи, проведенные в 1960 и 1961 гг., показали низкий процент заражения, равный в среднем 4.3. Из сказанного можно сделать вывод, что при глубокой вспашке и регулярной смене полей опасность заражения ржи от перезимовавших склероциев незначительна. Чем же можно объяснить появление спорыньи на ржи даже при соблюдении этих условий? Здесь обращают на себя внимание мелкие склероции с дикорастущих злаков пырея ползучего *Agropyron repens* L., костра ржаного *Bromus secalinus* Leyss., некоторых видов овсяницы *Festuca* L., мятлика *Poa* L. и др., которые перезимовали по канавам, межам и дорогам. Многие из этих злаков зацветают рано и, заражаясь аскоспорами проросших склероциев, к моменту цветения ржи образуют «медвяную росу» с большим количеством конидий, которые являются причиной вторичного заражения ржи. Скашивание этих трав до момента созревания их семян, а также общие меры борьбы с сорняками в значительной степени уменьшают возможность распространения спорыньи.

При искусственном заражении ржи спорыньей создается очаг инфекции и естественно возникает вопрос: представляет ли он опасность для окружающих полей злаков?

Исходя из своих наблюдений, проведенных в Венгрии, Бекеши (Bekešy, 1956) указывал, что инфекция может происходить только на расстоянии 4 м. На участках, удаленных от зараженного поля на 10 м, встречаются очень редкие отдельные больные колосья. К подобным результатам пришли также Дим-Цайес (Dim-Zajec, 1951) в Австрии и Хехт (Hecht, 1953) в Югославии.

Для проверки этих данных в условиях Ленинградской области мы провели ряд экспериментов в совхозе «Ленинградский» Гатчинского района. Зараженный участок ржи площадью 1.5 га отделялся от незараженного участка площадью 0.10 га бороздой шириной 60 см. На таком расстоянии колосья первого участка при наличии ветра соприкасались с колосьями второго участка. С противоположной стороны незараженный участок ограничивался лесной полосой, таким образом исключалась возможность занесения инфекции с других полей. Опыт дает возможность проследить распространение инфекции в сплошном массиве ржи. Учет поражения ржи спорыньей проводился по методу Кособуцкого (1929) (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Результаты распространения инфекции (спорыньи) с зараженного участка

	Количество зараженных колосьев (в %)				
	зараженный участок	расстояние от зараженного участка			
		1 м	5 м	10 м	15 м
1960 г.	58.5	50.3	15.2	2.7	Единичные
1961 г.	55.8	48.4	9.6	3.2	Единичные

Данные показывают, что массовое заражение происходило на расстоянии 1 м вследствие прямого контакта зараженных и незараженных колосьев. С увеличением расстояния, даже при сплошной протяженности поля ржи, количество зараженных колосьев уменьшается. Второй незараженный участок находился на расстоянии 10 м от очага заражения. В краевой зоне (до 4 м) этого участка было обнаружено 1.8% больных колосьев, в серединной зоне были поражены только единичные колосья. В отдалении на 500 м от зараженного участка был заложен семенной участок ржи. При тщательном обследовании последнего оказалось, что в краевой зоне заражение достигло 3.4%, в серединной зоне 0.8%.

С целью проверки возможности перехода инфекции с зараженного участка ржи на другие злаки в 1960 г. на расстоянии 1 м от зараженных делянок ржи были посеяны пшеница и ячмень. После проверки были обнаружены только отдельные зараженные колосья этих злаков. В 1960 и 1961 гг. в совхозе «Ленинградский», в непосредственной близости (300—400 м) от очага заражения проводились посевы овса. Поражение метелок овса было настолько незначительным, что мы не смогли собрать нужное для анализа количество склероциев. В 1961 г. был обследован семенной участок тимофеевки, расположенный на расстоянии 1.5 км от заражен-

ТАБЛИЦА 2

Результаты обследования полей ржи на присутствие в них спорыньи

Место обследования	Расстояние от обследованного поля до зараженного участка (в км)	Процент заражения	Площадь обследования (в га)
Зараженные участки совхоза «Ленинградский» .	—	65.7	20
Колхоз «Заря»	4	2.76	7
Колхоз «им. Калинина» .	5	1.59	9
Колхоз «им. XVIII Партсъезда» 1-я бригада . .	60	4.63	8
Колхоз «им. XVIII Партсъезда», 2-я бригада . .	71	0.84	14

ного поля ржи. В краевой зоне было обнаружено 0.76% больных растений, в серединной зоне оказались зараженными единичные растения.

Чтобы установить, не являются ли зараженные участки совхоза источником инфекции для полей ржи соседних колхозов, нами проводилось обследование последних на присутствие в них спорыньи (табл. 2). Если предположить, что поля совхоза «Ленинградский» являлись очагом распространения инфекции, то самый большой процент заражения должен был быть в колхозе «Заря», как самом близком, и по мере удаления зараженность должна уменьшаться. Однако такой зависимости не наблюдается, следовательно в данном случае присутствие спорыньи на полях вышеуказанных колхозов объясняется местными причинами.

Проведенные нами эксперименты, литературные данные, а также другие наши наблюдения на полях совхоза «Ленинградский» и близлежащих колхозов говорят о том, что искусственное выращивание склероциев спорыньи на ржи в специальных хозяйствах не представляет опасности для распространения инфекции на культурные злаки соседних колхозов и совхозов.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. (1929). Учет спорыньи на Моршанском опытном поле и его окрестностях в 1929 г. Болезни растений, XVIII. — Владимирский С. В. (1939). Географическое распространение и зоны вредоносного значения спорыньи на ржи в СССР. Сов. бот. 5. — Заболотная Е. С. (1959). Содержание алкалоидов в дикорастущей спорынье в зависимости от районов произрастания. Тр. ВИЛАР, XI. — Клаф Л. (1933). Эрготизм. Спорынья и борьба с ней. — Кособуцкий М. И. (1929). Спорынья в Вотской автономной области в 1926—1928 гг. — Масалаб Н. (1941). Методы паразитного культивирования спорыньи для медицинских целей. — Островский Н. Н. и М. А. Крюкова. (1902). Полевая культура спорыньи в СССР. Мед. пром., 12. — Рождественский Н. А. (1927). Спорынья. Сводка современных данных о ней. Матер. по миколог. и фитопатолог., 4. — Ростовцев С. И. (1902). О прорастании склероциев спорыньи. Изв. Моск. с.-х. инст., 4. — Bekešy N. (1956). Über die technischen und agrotechnischen Fragen der Mutterkorn-Kultur. Pharmazie, 5. — Dim-Zajec V. (1951). Produktion von Mutterkorn auf dem Gebiete der V-R Kroatien. Pharmazio glasnik, 7. — Falck (1922). Über die Bekämpfung und die Kultur des Mutterkorns im Roggenfelde. Pharm. Ztg., 66—77. — Hecht W. (1953). Zur Frage der Ausbreitung von Mutterkorn infektionen. Die Bodenkultur, 7, 4. — Hecke Z. (1923), Neue Erfarungen über Mutterkornkultur. Wiener Landwirtschaftl. Ztg., 73.

Б. М. Миркин

ОПЫТ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ТИПОЛОГИИ ЕСТЕСТВЕННЫХ КОРМОВЫХ УГОДИЙ В ПОЙМЕ р. БЕЛОЙ

С 1 рисунком

(Получено 19 I 1962)

Современный геоботаник выступает уже не в роли «фотографа» существующей растительности, а как архитектор-проектировщик культурных и окультуренных ландшафтов будущего. Звеном, связующим геоботанику с практикой сельского хозяйства, является хозяйственная типология растительного покрова, т. е. группировка растительных сообществ в агрономические категории, обладающие общностью хозяйственных признаков. Доступность такой типологии делает ее понятной для практиков, ускоряет и облегчает использование материалов геоботанических обследований при планировании в хозяйствах. Недопустима передача в практику материалов, где авторы оперируют с сотнями трудно различаемых и еще труднее называемых ассоциаций; их теоретическая ценность может быть несомненной, но для практики они остаются чисто архивными материалами, хранящимися в управлениях землеустройства и в столах руководителей хозяйств. Здоровое стремление советской геоботаники к созданию хозяйственной типологии нашло свое отражение в работах Л. Г. Раменского (1938, 1950 и др.), А. А. Ниценко (1955, 1959, 1961 и др.), И. А. Цаценкина и др. (1959), Е. П. Матвеевой (1960, 1961 и др.), Л. Н. Соболева и И. А. Цаценкина (1961) и многих других авторов.

Л. Г. Раменский и его последователи классифицировали растительный покров не только по самóй растительности, но и по особенностям почвы, рельефу и целому ряду других признаков. А. А. Ниценко и Е. П. Матвеева занимаются в основном хозяйственной типологией самóй растительности, но поскольку в основе их классификации лежит экологический подход, их производственные типы растительности также отражают условия среды и вполне сравнимы с агротипами Раменского. Л. Н. Соболев и И. А. Цаценкин (1961) подчеркивают необходимость регионального подхода к самой элементарной единице производственной типологии — к типу кормовых угодий, поскольку выделенные Институтом кормов типы кормовых угодий для сенокосно-пастбищного хозяйства СССР (свыше 1000 типов) нуждаются в уточнении и конкретизации; поэтому любая региональная классификация растительности, если объем хозяйственного типа согласуется с принципами Раменского, дополняет и уточняет типологию Института кормов. Такое уточнение проведено А. А. Ниценко для Ленинградской области, а Е. П. Матвеевой для Советской Прибалтики.

В 1959 и 1961 гг. при геоботаническом обследовании поймы среднего течения р. Белой мы столкнулись с необходимостью при самых скромных условиях вести одновременно ботанико-кормовое обследование, составлять для каждого хозяйства кормокарты и писать к ним соответствующие рекомендации, выделяя при этом хозяйственные типы растительности и контуры кормовых угодий.

При этом возникли некоторые трудности, поскольку пойма р. Белой представляет собой чрезвычайно интересный и сложный физико-географический объект в отношении проявления зональных черт в интразональной пойменной растительности. Все крупные реки лесостепи (Волга, Урал, Днепр, Дон) текут с севера на юг, поэтому, по мере нарастания климатических предпосылок для формирования степей, увеличивается и длина паводков, т. е. аллювиальные факторы постоянно гасят зональные. Травянистая растительность таких пойм относится, в основном, к типу лугов, а пойменные степи, встречаемые иногда лишь на высоких гривах (Шенников, 1938), образуются типчаком и лишь небольшой примесью *Stipa joannis* Čel., причем развитию типчака всемерно способствует выпас. Река Белая течет с юга на север и максимум климатических предпосылок для остепнения совпадает с минимумом поемности. Кроме того, река приносит с гор много самого грубого аллювия — гальки, который отлагается в среднем течении и, подстилая супесчано-суглинистый пойменный плащ, способствует сильному иссушению почв летом, а следовательно и остепнению растительности; этот же естественный дренаж препятствует засолению пойменных почв, характерному для пойм лесостепи. На обследованной части поймы мы очень редко встречали засоление, да и то только в притеррасной части поймы. Это своеобразное сочетание климатических и геологических факторов вызвало широкое распространение в пойме таких формаций пойменных степей, как Festuceta sulcatae, Stipeta joannis, Stipeta stenophyllii и Stipeta capillatae; на долю лугов остается не более 1/3 части общей площади поймы.

Подобные явления описаны для пойм рек Азии — Иртыша (Бронзов, 1929) и Оби (Бронзова, 1929), также текущих на север. Там встречен лишь в небольшом количестве *Stipa capillata* L., но зато таких ярких пойменных степей из *Stipa stenophylla* Csern. не знает ни одна другая пойма Евразии.

Если остепнение растительности вызывает замену высокоурожайных луговых ассоциаций малоурожайными пойменными степями, то остепнение почв, наоборот, способствует образованию высокогумусных и плодородных черноземовидных почв. Но распространение степной растительности далеко не всегда связано с высокогумусными степными почвами. Постоянное изменение русла реки, понижение базиса эрозии, увеличение и уменьшение паводков и целый ряд других прямых и косвенных причин вызывают бесконечную перестройку пойменных ландшафтов, причем растительность меняет свой облик в связи с новыми условиями сравнительно быстро, а почва, как консервативный элемент ландшафта, всегда приходит в соответствие с новым комплексом условий почвообразования несколько медленнее. Поэтому в таких динамичных системах ландшафтов, как поймы, к вопросу о соответствии определенного характера растительности определенным типам почв нужно подходить очень осторожно. Скорее приходится говорить о связи той или иной растительной формации не с типом почвы, а с определенным режимом увлажнения (ведущим фактором в поймах лесостепи). Все это крайне усложняет оценку кормового угодья как хозяйственного типа ландшафта.

Ценность кормового угодья определяют три момента:

1) растительный покров — его ботаническое, экологическое и кормовое содержание, современное состояние, направление развития в естественных условиях и при воздействии человека;

2) почвенное плодородие — эффективное и потенциальное (строение почвенного профиля, химические и физические свойства почвы, водный режим), подверженность водной эрозии;

3) рельеф, — который не только влияет на характер растительности угодья, но и делает его удобным или неудобным для хозяйственного использования.

Следовательно, задача хозяйственной типологии кормовых угодий включает в себя выделение хозяйственных категорий растительности, почв и рельефа. Рассмотрим эти категории по отдельности.

А. Почвы. Почвы поймы р. Белой на основании работы М. М. Туровцева и М. М. Меринова (1957) можно разделить на две категории:

1) старовозрастные почвы центральной поймы — высокогумусные, вышедшие и выходящие из сферы поемности, заливаемые не каждый год и лишь обратным током паводковых вод; это темнобурые зернистые, темнобурые переходные к черноземовидным и черноземовидные почвы, представляющие ценнейший резерв земледелия в пойме, где возможно получение высоких урожаев самых требовательных к почвенному плодородию культур; такие почвы нами относились к пахотно пригодным;

2) молодые почвы — деятельно аллювиальные, заливаемые ежегодно прямым током паводковых вод; это малогумусные слоистые, слоисто-зернистые и бурые зернистые почвы, которые дают низкие урожаи сельскохозяйственных культур, и, кроме того, распашка их всегда завершается смывом наиболее питательной части почвы и превращением участка в «плантацию сорняков». Все эти почвы мы считали пахотно непригодными.

Б. Рельеф. Пойма р. Белой в обследованном отрезке течения относится к группе сегментно-гривистых пойм (Еленевский, 1936), поэтому для центральной поймы часто характерен волнистый рельеф. В зависимости от степени неровности поверхности угодья мы выделяли также две категории:

1) относительно ровный рельеф (позволяющий механизированную сеноуборку и распашку);

2) гривистый рельеф, не позволяющий указанных мероприятий.

В. Растительность. В вопросе о хозяйственной типологии растительности мы следовали А. А. Ниценко, старались классифицировать саму растительность с учетом экологии, а не энтопии (как Л. Г. Раменский). Основной структурной единицей для сведе́ния растительности в хозяйственные типы мы, как и Ниценко, принимали группу ассоциаций. Если при объединении групп ассоциаций в формацию мы исходили из фитоценотических принципов, то при выделении хозяйственных типов этот подход уступил место хозяйственным и экологическим соображениям. Формации, экологически неоднородные ввиду широкой экологической амплитуды доминанта (например, Festuceta sulcatae или Festuceta pratensi), распадались по разным хозяйственным типам, так как разные их части достаточно различались по экологии и хозяйственным признакам, требовали разных приемов использования и улучшения. Из этих же соображений, в некоторых других случаях, несколько формаций объединялись в один хозяйственный тип растительности (например, в ковыльный тип сенокосов вошли целиком формации Stipeta stenophyllii и Stipeta joannis). Существенные возражения может вызвать включение в четвертый тип сенокосов — мелкозлаковый — части формации Festuceta pratensi и формации Brometa riparii. Но Brometa riparii очень редка в пойме р. Белой, так как в этих крайних для домината условиях увлажнения *Bromus riparius* Rehm. неожиданно становится очень нестойким к выпасу. При выпасе в травостой энергично внедряются мелкие злаки — *Poa angustifolia* L., *Kocleria delavignei* Czern., *Festuca sulcata* Hack. и даже иногда *Koeleria gracilis* Pers. Разнотравно-мелкозлаково-лугоовсяничная группа ассоциаций также при самом небольшом выпасе теряет и без того слабое доминирование *Festuca pratensis* L., усиленно же развиваются уже перечисленные мелкие злаки. Эти группы ассоциаций связаны общими условиями увлажнения, имеют сходную урожайность и травостои их в значительной степени близки в ботаническом отношении.

Всего нами выделено 12 хозяйственных типов растительности, из них 8 для сенокосного использования (типы сенокосов) и 4 для пастбищного (типы пастбищ). Собственно говоря, «чистых» сенокосов в пойме р. Белой не существует, так как все сенокосные угодья (за редким исключением участков с природной изоляцией — при отсутствии скотопрогонных путей) весной и летом используются как пастбища. Хозяйственные типы пастбищного использования включают у нас лишь заключительные стадии пасторальной дигрессии («пастбищные субклимаксы»), которые встречаются на присельных выгонах и характеризуются понижением проэктивного покрытия до 50—70% и обедненным, сугубо пастбищным видовым составом сообществ.

Перечислим выделенные хозяйственные типы кормовых угодий.

А. Типы сенокосов.

1) костровый — включает всю формацию костра безостого, характерен для прирусловой части поймы при отсутствии выпаса и достаточном увлажнении; при выпасе дигрессирует в мелкотравный тип пастбищ;

2) разнозлаковый — характерен для хорошо увлажненных участков центральной поймы при очень слабой аллювиальности; включает в себя разнотравно-луговоовсяницево-разнозлаковую группу ассоциаций полидоминантной разнозлаковой формации; под «разными злаками» мы понимаем луговые рыхлокорневищные злаки; под разнотравьем во всех приводимых в статье случаях понимается северное степное разнотравье по Е. М. Лавренко (1940); при выпасании скота этот тип сенокосов также переходит в мелкотравный тип выгонов;

3) вейниковый — включает формацию наземного вейника, относимую нами к остепненным лугам; характерен для участков сухолугового режима увлажнения и умеренной аллювиальности; при выпасе дигрессирует в мятликовый тип пастбищ;

4) мелкозлаковый — характерен для участков со слабой аллювиальностью и сухолуговым режимом увлажнения; как уже указывалось, он включает формации мятлика узколистного, костра берегового и часть формации разнозлаковых лугов; при выпасе дигрессирует в мятликовый тип пастбищ;

5) вейниково-типчаковый — включает в себя часть формации типчака, связанную с умеренным режимом аллювиальности; это разнотравно-вейниково-мятликово-типчаковая группа ассоциаций; при выпасе дигрессирует в типчаковый тип пастбищ;

6) типчаковый — включает в себя остальные 4 группы ассоциаций — формации типчака, связанные со слабой и очень слабой аллювиальностью; при выпасе также дигрессирует в типчаковый тип пастбищ;

7) ковыльный — включает в себя формации узколистного и перистого ковылей; при выпасе дигрессирует в типчаковый тип пастбищ;

8) тырсовый — включает самую ксерофильную в пойме формацию— тырсовых пойменных степей; при выпасе дигрессирует в тырсовый тип пастбищ, в свою очередь при очень сильном выпасе дигрессирующий в типчаковый тип пастбищ.

Б. Типы пастбищ. Нами выделено четыре типа пастбищ: 1) мелкотравный, 2) мятликовый, 3) типчаковый и 4) тырсовый. Связь их с определенными типами сенокосов уже указана.

На схеме, представленной на рисунке, показаны совмещенная естественная классификационно-сукцессионная схема травянистой растительности положительных элементов рельефа поймы (формаций и групп ассоциаций), построенная на осях двух экологических факторов: аллювиальности и режима увлажнения, и производная от нее схема хозяйственных типов растительности. На схеме отражено нивелирующее действие сильного выпаса на характер растительности. 8 хозяйственных типов растительности (9 формаций) дигрессируют и конвергируют в 4 типа пастбищ, так как столь мощное антропогенное воздействие позволяет проявляться лишь наиболее существенным различиям в режиме увлажнения.

Как уже указывалось, при типологии кормовых угодий нужно учитывать три момента — растительность, почву и рельеф. В таблице показана попытка такой типологии в пойме р. Белой.

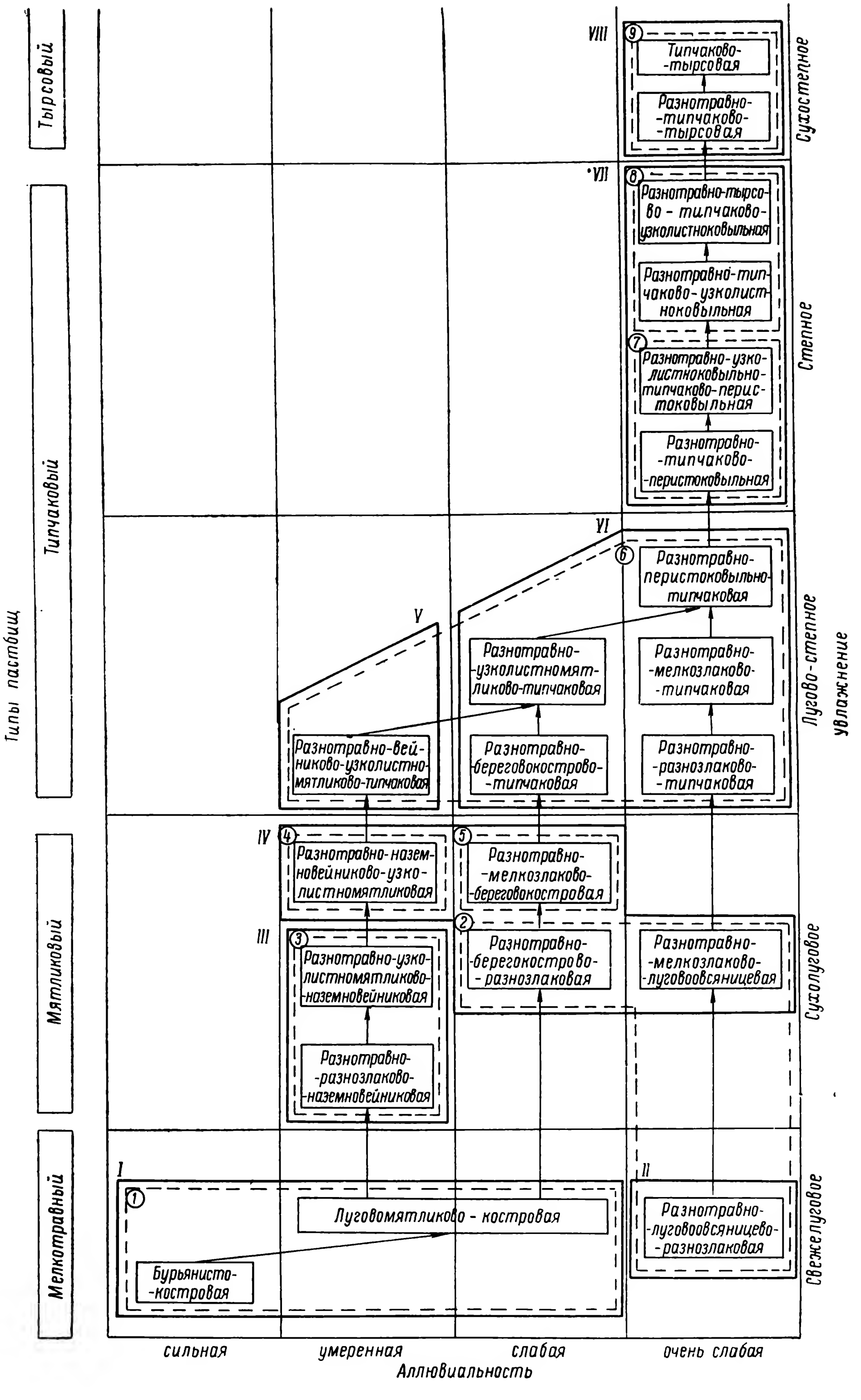

Типы пастбищ
Тырсовый
Типчаковый
Мятликовый
Мелкотравный
VIII
⑨
Типчаково-тырсовая
Разнотравно-типчаково-тырсовая
Сухостепное
VII
⑧
Разнотравно-тырсово - типчаково-узколистноковыльная
Разнотравно-типчаково-узколистноковыльная
⑦
Разнотравно-узколистноковыльно-типчаково-перистоковыльная
Разнотравно-типчаково-перистоковыльная
Степное
VI
⑥
Разнотравно-перистоковыльно-типчаковая
V
Разнотравно-узколистномятликово-типчаковая
Разнотравно-мелкозлаково-типчаковая
Лугово-степное
Разнотравно-вейниково-узколистномятликово-типчаковая
Разнотравно-береговокострово-типчаковая
Разнотравно-разнозлаково-типчаковая
IV
④
Разнотравно-наземновейниково-узколистномятликовая
⑤
Разнотравно-мелкозлаково-береговокостровая
III
③
Разнотравно-узколистномятликово-наземновейниковая
②
Разнотравно-берегокострово-разнозлаковая
Разнотравно-мелкозлаково-луговоовсяницевая
Сухолуговое
Разнотравно-разнозлаково-наземновейниковая
Увлажнение
I
①
Луговомятликово - костровая
Бурьянисто-костровая
II
Разнотравно-луговоовсяницево-разнозлаковая
Свежелуговое
сильная
умеренная
слабая
очень слабая
Аллювиальность

Схема фитоценотических и хозяйственных единиц растительного покрова в пойме р. Белой.

В горизонтально расположенных прямоугольниках — названия групп ассоциаций. *Арабские цифры* — формации, *римские цифры* — хозяйственные типы растительности. *Прерывистой линией* объединены группы ассоциаций одной формации, *сплошной линией* — одного хозяйственного типа. Формации: 1 — костровая, 2 — разнозлаковая, 3 — наземновейниковая, 4 — узколистномятликовая, 5 — береговокостровая, 6 — типчаковая, 7 — перистоковыльная, 8 — узколистноковыльная, 9 — тырсовая. Хозяйственные типы растительности сенокосного использования (типы сенокосов): I — костровый, II — разнозлаковый, III — вейниковый, IV — мелкозлаковый, V — вейниково-типчаковый, VI — типчаковый, VII — ковыльный, VIII — тырсовый.

Типология естественных кормовых угодий поймы р. Белой в зависимости от характера растительности, почв и рельефа

Характер использования	№ типа	Хозяйственные типы растительности	Средняя урожайность (в ц/га) сена или зеленой массы (для пастбищ)	Качество сена или пастбищного корма	Почвы и рельеф			
					пахотно пригодные		пахотно непригодные	
					удобный рельеф	неудобный рельеф	удобный рельеф	неудобный рельеф
Сенокосы	1	Костровый	25	Отл.	—	—	II	II
	2	Разнозлаковый	20	Отл.	I или II	II	II	II
	3	Вейниковый	15	Удовл.	I	III	III	III
	4	Мелкозлаковый	12	Хор.	I	III	III	III
	5	Вейниково-типчаковый	12	Удовл.	I	III	III	III
	6	Типчаковый	9	Хор.	I	IV	IV	IV
	7	Ковыльный	6	Удовл.	I	IV	IV	IV
	8	Тырсовый	6	Удовл.	I	IV	IV	IV
Пастбища	1	Мелкотравный	7	Удовл.	I	IV	IV	IV
	2	Мятликовый	12	Отл.	I	IV	IV	IV
	3	Типчаковый	12	Отл.	I	IV	IV	IV
	4	Тырсовый	12	Удовл.	I	IV	IV	IV

По характеру использования нами выделено четыре агропроизводственных группы:

I. К первой группе отнесена целина. Потребности современного земледелия требуют расширения пахотных площадей, поэтому, независимо от типа растительности, все кормовые угодья на пахотно пригодных почвах с удобным рельефом относились к этой агрогруппе. Все остальные кормовые угодья, не пригодные для освоения в качестве целины, вошли в следующие 3 группы, каждая из которых включает естественные кормовые угодья на пахотно непригодных почвах с удобным или неудобным рельефом.

II. Ко второй группе отнесены угодья по-настоящему луговые, которые могут пока давать достаточно высокие урожаи без поверхностного улучшения, лишь при правильном режиме использования. Это угодья с костровым и разнозлаковым типами сенокосов.

III. К третьей группе отнесены остепненные луга. Это угодья, для поднятия продуктивности которых достаточно будет применить поверхностное улучшение. Дерновый процесс здесь уже миновал корневищную стадию и переходит от рыхлокустовой к плотнокустовой стадии, хотя травостой еще богат корневищными элементами. Достаточно в этом случае создать условия, которые соответствуют оптимуму корневищных злаков, как сразу возрастает их обилие и вместе с этим урожайность и качество сена. Такие условия могут быть созданы дискованием. Многолетние опыты В. А. Михеева (1947) и практика передовых колхозов показали высокую эффективность этого мероприятия, особенно если одновременно вносятся азотные удобрения и подсеиваются бобовые. К этой группе отнесены угодья с мелкозлаковым и вейниковым типами сенокосов.

IV. К четвертой агро-производственной группе естественных кормовых угодий отнесены угодья с плотнокустовыми степными типами растительности — типчаковым, ковыльным и тырсовым типами сенокосов, а также пастбищные угодья всех типов, как крайне нарушенные травостои. Для поднятия продуктивности таких угодий требуется коренное улучшение, с посевом трав степной полосы — житняков, эспарцетов, донников, люцерн, с добавлением засухоустойчивых сортов костра безостого. Разумеется, для пересева мелкотравных и мятликовых пастбищ потребуются иные травы, луговые, рекомендованные для среднепоёмных участков поймы. В случае мятликовых пастбищ иногда возможно и поверхностное улучшение.

Приведенная классификация естественных кормовых угодий позволила нам сравнительно легко отыскивать место каждой группы ассоциаций в хозяйственной типологии и на основании этого рекомендовать тот или иной комплекс приемов использования и улучшения для каждого участка.

В заключение скажем несколько слов о методах подготовки и оформления кормокарт и их содержании. В тех случаях, когда подобная работа проводится не специальными силами, а, скажем, студентами-практикантами под руководством одного специалиста, в задачи же обследования входит максимальный охват площадей и практики ждут ответа на вопросы «что пахать» и «что не пахать», возможен упрощенный вариант кормокарты и рекомендации к ней, так как оформить материалы по правилам инструкции Института кормов (Цаценкин и др., 1959) не хватит ни времени, ни средств. Кормокарта выполняется в масштабе 1 : 25 000 на топографической основе, отпечатанной на светочувствительной бумаге. Готовится всего 1 экземпляр в карандаше, затем карту размножают чертежники в управлении землеустройства, в контакте с которым проводится работа. Наносимые на карту контуры кормовых угодий нумеруются отдельно для каждого хозяйства. В рекомендации к кормокарте дается сжатая характеристика природных условий, характеристика агрономических свойств почв и хозяйственных типов растительности, описание приемов повышения продуктивности кормовых угодий и правильного их использования. Далее ведется перечисление контуров отдельно по каждой агрогруппе сельскохозяйственного использования. При этом для каждого контура указывается его топографическая привязка, хозяйственная модификация (степень пастбищной дигрессии, закустаренность, облесенность, степень засоренности сорными растениями и пр.) и перечисляются мероприятия, необходимые для повышения продуктивности угодья на этом участке.

Рекомендуемое обобщение при составлении кормокарт ни в коей мере не означает поверхностного подхода к их составлению. Характеристика типов сенокосов и пастбищ ведется на основании сводных списков с большим числом описаний. Так, при обследовании 10 000 га пойменных кормовых угодий Кармаскалинского района нами было проведено 170 полных геоботанических описаний, а при обследовании Мелеузовского и Юмагузинского районов характеристика кормовых угодий на площади 7000 га потребовала провести 300 описаний и сделать свыше 200 почвенных разрезов. Основой для составления кормокарт всегда служила геоботаническая карта того же масштаба, на которую были нанесены контуры групп ассоциаций. При отсутствии повторных описаний в условиях остропеременного режима поймы (в течение сезона и по годам) выделять на карте ассоциации мы считали нецелесообразным.

Роль геоботаники при освоении целинных земель возрастает, она должна помочь вовлечь в пахотные фонды страны все пахотно пригодные земли и в то же время удержать руководителей хозяйств от ошибочных распашек, которые приведут лишь к порче земель. На таких землях задачей геоботаников и луговедов явится создание высокоурожайных лугов.

ЛИТЕРАТУРА

Бронзов А. Я. (1929). О зональных явлениях в пойме р. Иртыша. Изв. Гос. луг. инст., 4—6. — Бронзова Г. Я. (1929). По обским лугам. Изв. Гос. луг. инст., 4—6. — Еденевский Р. А. (1936). Вопросы изучения и освоения пойм.— Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Матвеева Е. П. (1960). Фитоценотическая классификация и производственная типология сенокосов и пастбищ Советской Прибалтики. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 «Геоботаника», 12. — Матвеева Е. П. (1961). Принципы и фрагменты типологии растительности сенокосов на примере Советской Прибалтики. Сб.: Вопросы классификации растительности. — Михеев В. А. (1947). Повышение продуктивности пойменных лугов. Сб. н.-и. работ по кормодобыванию. Тр. Башкирск. н.-и. полевод. ст., 2. — Ниценко А. А. (1955). Растительность Ленинградской области. Автореферат докт. диссерт., Л. — Ниценко А. А. (1959). О принципах классификации растительного покрова. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 2. — Ниценко А. А. (1961). О фитотопологических классификациях растительного покрова. Сб.: Вопросы классификации растительности. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г. (1950). Вопросы классификации, типировки и характеристики пастбищ и сенокосов при их паспортизации. Бот. журн., 3. — Соболев Л. Н. и И. А. Цаценкин. (1961). Проблемы изучения природных кормовых угодий в целях рационального их использования. Матер. к III съезду Географ. общ. СССР. — Туровцев М. М. и М. М. Меринов. (1957). Почвы пойм Башкирской АССР. — Цаценкин И. А. и др. (1959). Методика паспортизации природных кормовых угодий. — Шенников А. П. (1938). Луга СССР. В кн.: Растительность СССР, I.

Ленинградский
государственный университет.

ТОМ 48 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1963, № 2

В. Г. Боголюбова

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФИТОНЦИДНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ КОНСЕРВАЦИИ ВОДЫ

(Получено 12 IX 1962)

Обеднение воды кислородом способствует развитию анаэробных процессов с образованием дурно пахнущих веществ. Такое «загнивание» воды делает ее совершенно непригодной для употребления. Бóльшей интенсивности биологических процессов в воде благоприятствует богатство ее органическими веществами. Повышение температуры способствует ускорению этих биохимических процессов.

Уже в древние времена придавалось значение способности воды сохраняться в течение длительного срока. Некоторые воды отличались в этом отношении своими достоинствами.

С давних времен на кораблях пытались тем или иным способом предохранить воду от нежелательных изменений. Эти поиски шли в разных направлениях. Для того чтобы сохранить воду и не допустить ее загнивания, добавляли в нее консервирующие вещества. Во время плавания на кораблях в тропиках к воде для ее сохранения добавлялись квасцы, средство древнее, известное еще китайцам, или уксус, которым пользовались еще римляне. В различных странах для консервации воды применялись различные средства: серная кислота, соляная кислота, уксус, серный эфир, купоросный спирт, винный камень, перекись марганца, металлическая ртуть и даже ртутная мазь, подвешиваемая в мешочках, экстракт из лимонов, заливание воды с поверхности смолой, прибавление к воде хлора, опускание раскаленного железа, добавление серебра и т. д. (Боголюбов, 1951).

Во второй половине XVIII в. весьма успешно изыскивал способы обезвреживания воды Жамес Линд, доктор Гасларского морского госпиталя в Портсмуте. В своей книге «Опыты о действительных способах к сохранению здравия морских служителей» доктор Линд (1798) сообщает о том, что для «отвращения» поносов во флоте Карла Саундерса, происходивших от употребления для питья воды залива Св. Лаврентия, в нее добавляли «сженных сухарей до 60 галлонов — 4 фунта», а также о том, что ему говорили, что «канадские войска мешали для такого же пособия в худую воду имбирь, а через то оную находили здоровую». «Сухарная вода» была введена для употребления в Русском флоте с 1873 г., но без имбиря (Сверчков, 1890).

В наше время из дикого имбиря *Asarum canadense* v. *reflexum* (*Aristolochiaceae*) Каваллито и Бейли (1946 г.) выделили два антибиотика, наиболее активным из которых оказался препарат А; его вероятная эмпирическая формула $C_{21}H_{20}O_8N_2S$. Он действует лишь на грамм-положительных микробов и подавляет стафилококки в разведении 1 : 200 000. Этот антибиотик хорошо разводится в спирту, ацетоне, хлороформе, этилацетате и в некоторых других органических растворителях и почти не растворим в воде. Он оказался весьма токсичным.

Из растений, принадлежащих к семейству имбирных (*Zingiberaceae*), лекарственное значение имеет имбирь *Zingiber officinale* Roxb. Имбирь используется в тибетской медицине и в гомеопатии. Иенсен (1951 г.)

выделил из корней *Alpinia officinalis* Roxb. вещество, предохраняющее пищевые продукты от загнивания (Дроботько и др., 1958).

Способность растений выделять эманации и сохранять свои губящие свойства были описаны натуралистами в XVII, XVIII, XIX вв. Так, например, «о губящем дыхании растений» сообщают: Father Gervaise, 1688; Kaempfer, 1712; Michael Bernhard Valentini, 1716; Leschenault de la Tour, 1810, и др. (см.: Horsfield, 1838).

Ветвь анчара, растения, воспетого Пушкиным в знаменитом стихотворении «Анчар», была привезена с о. Явы Лешено де ла Тур во Францию вместе с ценнейшей и богатейшей коллекцией в 1807 г. Эта увядшая ветвь была помещена в Королевский гербарий и, по свидетельству Томаса Хорсфильда, сохраняла свои токсические свойства в течение целого ряда лет.

Известно, что многие растения, живущие в воде и по берегам у самой воды, способствуют ее самоочищению, например лотос, мхи, синезеленые водоросли, гречиха земноводная, трифоль, озерный камыш, хвощ, водяная сосенка и многие другие надводные, водные, плавающие и прибрежные растения (Дроботько и др., 1958).

Иногда эти растения искусственно разводились в водоемах. Так, например, в конце XIX в. в монастыре в Новом Афоне, в прудах нижнего парка, для обогащения воды кислородом разводили элодею. Известно, что растения могут являться, во-первых, источником кислорода в воде, а во-вторых — выделять в окружающую среду вещества, способствующие ее оздоровлению, соки многих растений содержат антибактериальные вещества. Нами было подмечено, что срезанные ветви рябины, жасмина, клена, дуба, яблони, тополя, вербы, лимона, поставленные в воду, в той или иной степеи способствуют обезвреживанию воды.

Наиболее любопытными в этом отношении оказались ветви рябины *Sorbus aucupariae* L. (*Rosacea*) — дерева, оздоровляющие свойства которого были воспеты в древнем эпосе северных народов. В далекие времена мор и эпидемии часто опустошали северные страны. В эстонском фольклоре можно найти упоминание, что распространению мора часто препятствует вода. Поверье говорит также, что полезно было бы перебраться в тень черемухи или рябины, «запах которых имеет свойства отпугивать болезнь». В старых рунах Карелии — в «Калевале» — поется, что рябина была высеяна на святых местах. Считалось, что это дерево охраняет людей, ее принято было сажать перед домами и в огородах. Рябину широко использовали в народной медицине. Ее заваривали как чай; разваренные ягоды и сок свежих ягод употребляли при дизентерии, а отвар из плодов использовали как полоскание при цынге.

В настоящее время известно, что ягоды рябины содержат 0.08—0.25% витамина С и 10—12% каротина (провитамина А). Каротина в плодах рябины в 2 раза больше, чем в моркови, — основном сырье для получения препарата каротина (Станков, 1951). В свежих ягодах рябины найдены: до 18 мг% каротина (при пересчете на сухой вес), витамин Р, витамин С (40—200 мг%), органические кислоты (лимонная и яблочная), горькое вещество, спирт сорбит и соответствующий сахар сорбоза (кетоза). В семенах содержатся глюкозид амигдалин и жирное масло, а в листьях — около 200 мг% витамина С (Гаммерман, 1960).

Рябина используется как витаминное сырье в нашей промышленности. В настоящее время из ягод рябины изготовляются витаминные изделия; в громадном количестве ягоды рябины идут также на приготовление суррогатного чая. В течение довольно продолжительного времени нам пришлось наблюдать, что ветви рябины с гроздьями ягод, поставленные в воду, предохраняют ее от загнивания, причем было отмечено, что даже и после того, как ветви рябины были вынуты из воды, эта вода продолжала сохранять бактерицидные свойства в течение ряда лет. В этом направлении был проделан ряд опытов.

20 августа 1954 г. были привезены из леса, расположенного около поселка Красные Горки Всеволожского района Ленинградской области, свежесрезанные ветви рябины с гроздями спелых ягод. Ветви были поставлены в двухлитровую глиняную, глазированную вазу, одна большая гроздь с плодами была опущена в воду. За 13 месяцев часть воды испарилась, а оставшаяся вода не имела запаха, цвет воды был желтоватый. По вкусу она была пригодна для питья.

В 1955 г. эта вода была сдана для анализа. При посеве 2 мл бактерий на агаре роста бактерий обнаружено не было.

После этого был произведен другой опыт. 20 сентября 1955 г. были опущены в воду в стеклянной посуде грозди высохшей рябины, собранные в лесу около Красных Горок в августе 1954 г. 30 сентября 1955 г. плоды рябины были усыпаны пузырьками газа. Видимо, газ выделялся частью растения, находившейся в воде, при этом вода покрывалась пленкой какой-то плесени, стала чуть желтоватой и имела приятный кисловато-горьковатый вкус.

Одновременно в другой стеклянный сосуд были опущены сухие ветви рябины только с одними листьями. Через десять дней листья имели на своей поверхности пузырьки с внутренней стороны листьев по ходу жилок. Цвет воды изменился, стал оранжево-красным (средней интенсивности), но никакой плесени на воде не росло, вкус воды испортился, и она стала для питья непригодной. Итак, вода, в которой находились ветви рябины только с сухими листьями без ягод, быстро портилась.

29 сентября 1955 г. в парке Лесотехнической академии в Ленинграде были срезаны ветви рябины с гроздями свежих ягод. Эти ветви были поставлены в водопроводную (хлорированную) воду в различных вариантах. В тех случаях, когда в воду ставились одни ветви рябины без гроздей, вода портилась через несколько дней.

Ветви рябины с гроздями свежих плодов, поставленные в хлорированную воду в фарфоровом кувшине с доступом воздуха и пыли, простояли четыре года, после чего были вынуты, кувшин дополнен свежей водой, которая продолжала храниться еще 1 год 9 месяцев.

20 апреля 1961 г. эта вода была сдана на анализ в Бактериологическую лабораторию СЭС Смольнинского района Ленинграда. Результат бактериологического анализа, проведенного 20—29 июня 1961 г., был следующий: рост колоний бактерий в 1 мл не был обнаружен; кроме того, для определенного титра кишечной палочки вода была посеяна по ГОСТУ № 5216-50 и 5215-50; посев был произведен в разведениях 100.0, 10.0, 1.0, 0.1; титр кишечной палочки был более 111 мл. Таким образом, по бактериологическим показателям вода оказалась вполне пригодной для питья.

Ввиду малого количества сохранившейся воды, физико-химический анализ ее по ГОСТУ не был произведен.

Обнаружив это интересное явление, описанное выше, мы в дальнейшем ставим своей целью поставить вновь опыты с рябиной. При этом намечается проведение также и физико-химического анализа. Однако уже имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют считать, что:

1) срезанные ветви рябины *Sorbus aucuparia* L. с плодами и семенами очень долго сохраняют свои бактерицидные свойства и пока сохраняют жизнь выделяют из себя вещества, способствующие обеззараживанию воды;

2) бактерицидные свойства высших растений практически могут быть использованы для консервации воды на довольно продолжительное время.

ЛИТЕРАТУРА

Боголюбов К. К. (1951). Корабельная гигиена. — Гаммерман А. Ф. (1960). Курс фармакогнозии. — Дроботько В. Г., Б. Е. Айземан, М. С. Швайгер, С. И. Зелепуха, Г. И. Мандрик. (1958). Антимикробные вещества высших растений. — Линд Жамес. (1798). Опыт о действительных способах к сохранению здравия морских служителей. — Сверчков В. Т. (1890). Материалы по вопросу о гигиенических достоинствах воды для питья на судах русского флота. — Станков С. С. (1951). Дикорастущие полезные растения СССР.— Horsfield Thomas. (1838). Plantae Javanicae Rariores.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Т. Э. А. Фрей

О ПРИМЕНЕНИИ КОРРЕЛЯЦИОННОГО КОЭФФИЦИЕНТА МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ

С 1 рисунком

Как известно, некоторые теоретические вопросы геоботаники понимаются до сих пор по-разному. Так, например, многие авторы считают доминанты основным признаком выделения растительных ассоциаций; другие же исследователи не придают доминантам такого большого значения.

В пределах монодоминантных сообществ принцип доминантности вполне обоснован. Но при этом необходимо учесть, что многие из доминантов имеют такую широкую экологическую амплитуду, что они успешно доминируют в нескольких ассоциациях (в смысле В. Н. Сукачева, 1961). Так, *Oxalis acetosella* в Эстонской ССР доминирует не только в кисличных ельниках и сосняках таежного (темнохвойного) типа, но и в смешанных ельниках и сосняках с широколиственными элементами, в мелколиственных и широколиственных лесах и иногда даже в альварных сосняках и ельниках (в кисличнолещинно-альварном типе местопроизрастания, — Кару и Муйсте, 1958). Брусника *Vaccinium vitis-idaea* является доминантом как брусничного, так и бруснично-альварного типа местопроизрастания (Кару и Муйсте, 1958). Целый ряд аналогичных примеров приводится исследователями эстонских низинных болот и различных типов лугов (Кару и Вильясоо, 1956; Трасс, 1958, и др.).

Еще сложнее обстоит дело, если такие доминанты сопровождают друг друга. Тогда мы по внешнему виду ассоциации (по флористическому составу, по числу и характеру расположения синузий и т. д.) не можем сделать вывода об экологических условиях данного сообщества, несмотря на то, что экологические изменения (например, в режиме влажности) довольно значительны. При таких условиях более правильным, по нашему мнению, является установление характерных видов (в смысле Т. Липпмаа) и выделение на их основе ассоциаций.

В литературе приводится достаточно много примеров, подтверждающих, что флористический состав ассоциации не имеет случайного характера. Случайными могут являться только отдельные виды. Если в принципе возможно выделять ассоциации по флористическому составу, то более надежно можно сделать это именно на основе характерной части его видового состава. Липпмаа выделяет поэтому свои унионы и их подъединицы на основе характерных видов (куда, конечно, входит большинство доминантов). Но надо иметь в виду, что Липпмаа при этом не опирается на отдельные характерные виды, а на целую группу характерных для данного сообщества видов; другими словами, — он опирается на более характерную часть видового состава сообщества (а также на экологическую среду).

До сих пор в разработанной Липпмаа теоретической основе метода синузий слабым местом является создающийся circulus viciosus (порочный круг) — процесс выяснения характерных видов по их устойчивости в сообществе, а устойчивость определяется по тем же характерным видам. Но следует отметить, что сам Липпмаа выделял характерные виды униона Galeobdolon—Asperula—Asarum U. способом сравнения ареалов отдельных видов (Lippmaa, 1938).

Наша цель — дать иной способ выделения характерных видов. Такую возможность мы видим в использовании межвидового корреляционного коэффициента. В последние годы быстро увеличивается значение математики в биологических, в том числе и геоботанических исследованиях. При правильном применении математических методов успешно разрешаются многие, до сих пор спорные вопросы.

Если в исследуемой нами ассоциации характерные виды действительно встречаются, то это должно отразиться в анализах, составленных в типичных участках данной ассоциации. Прежде всего характерные виды следует искать среди константных видов (но иногда характерны и редкие виды). Наряду с константностью важным признаком является корреляция (положительная сопряженность) наблюдаемых видов, т. е. склонность их образовывать сообщества (совместно произрастать).

У видов, константных в нескольких ассоциациях, коэффициент корреляции с характерными видами данного сообщества не может быть высоким. так как последние встречаются преимущественно в данной ассоциации. Однако коэффициент корреляции является высоким между совместно произрастающими характерными видами, так как при наличии одного вида должно присутствовать и большинство из остальных характерных видов. В противном случае мы не имеем дела с вполне сложившимся сообществом.

Среди многих применяемых в геоботанике коэффициентов, подходящим для отражения положительной сопряженности наблюдаемых видов, является коэффициент, который в геоботанике стал известен со времени работ Фрийса (Vries, 1953, 1954; Vries и др., 1954).

Настоящий опыт выяснения более характерных для растительного сообщества видов при помощи математики проведен в Эстонской ССР в Веневереском лесничестве (в северо-восточной части республики) в 1960 г. Исследованием были охвачены вполне сложившиеся ельники (в районе экстенсивного лесного хозяйства), в которых анализы были рандомизированы (на параллельных трассах, на расстоянии 50 м друг от друга).

На основе 200 геоботанических анализов[1] ельников южнотаежного типа с неморальными элементами вычислялись межвидовые корреляционные коэффициенты по следующей формуле (Кендэл и Юл, 1960):

$$T = \frac{AB - CD}{\sqrt{(A + C)(D + B)(A + D)(C + B)}},$$

где: A — число наличия двух (виды 1 и 2) наблюдаемых видов; B — число отсутствия тех же видов; C — число наличия первого вида при отсутствии второго вида; D — число наличия второго вида при отсутствии первого вида.

Примерный ход определения величины корреляционного коэффициента $r = \sin(T \cdot 90°)$ может быть показан следующим образом (табл. 1 и вычисление).

Вычисление:

$$T = \frac{3876 - 1386}{\sqrt{99 \cdot 101 \cdot 90 \cdot 110}} = \frac{2490}{9955} = 0.251,$$

$$r = \sin(251 \cdot 90°) = \sin 22.5° = 0.383,$$
$$r = 0.383.$$

Обычно в таблицах r увеличивают в 100 раз [в примере r *Anemone-Rubus* = 38.3 (%)] и принимается за процент, так как этот коэффициент варьирует от 0 до 1 (при положительной корреляции) или от —1 до 0 (при отрицательной корреляции). Абсолютная величина коэффициента выражает устойчивость корреляции, которая имеет более значительный вес, начиная от 0.3 (или —0.3).[2] Предварительная обработка анализов проводилась путем применения визуальных перфокарт, с которых нужные числа (A и B) запросто считывались.

Таким образом, на основе константности выясняются виды, склонные совместно произрастать, т. е. образующие более характерную часть видового состава растительного сообщества (и, наоборот, виды, изредка растущие в одинаковых условиях; третью группу образуют индиферентные виды, в том числе часто и доминанты, несмотря на их высокую константность).

ТАБЛИЦА 1

Присутствие—отсутствие двух данных видов (I, II)

II. Anemone nemorosa	*I. Rubus saxatilis*		Всего
	присутствует +	отсутствует —	
Присутствует +	A 57	C 33	$A + C$ 90
Отсутствует —	D 42	B 68	$D + B$ 110
Всего	$A + D$ 99	$C + B$ 101	n 200

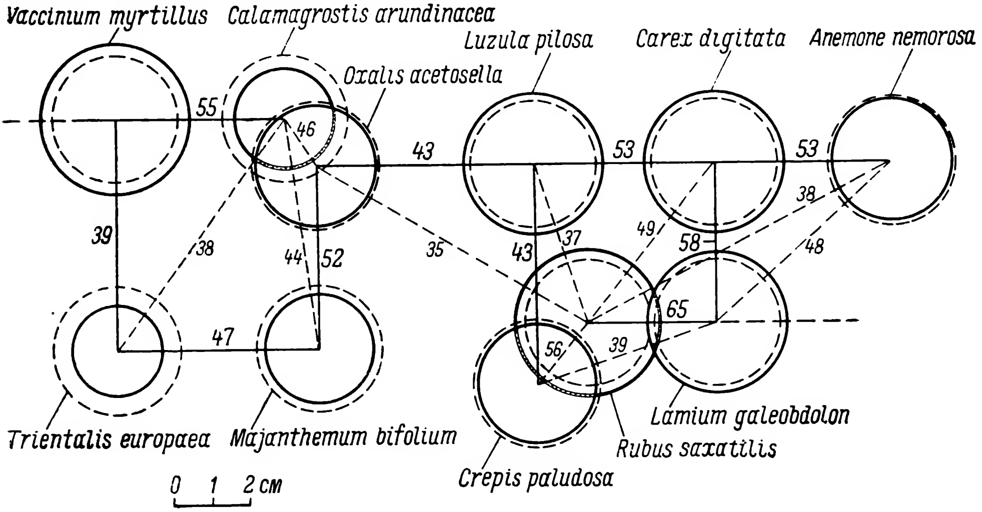
В сводной таблице (табл. 2), в которой межвидовые корреляционные коэффициенты даны «в системе турнира», уже с первого взгляда выделяется группа видов (*Rubus saxatilis*, *Lamium galeobdolon*, *Anemone nemorosa* и др.), показывающая высокую положительную коррелятивную связь и отрицательную в отношении видов, положительно коррелирующих в своей другой группе (*Vaccinium myrtillus*. *Trientalis europaea*). Важно отметить, что среди наблюдаемых (более константных из 76) видов доминантом по обилию и самым константным видом ($K = 91\%$) является *Oxalis acetosella*. По данным табл. 2, этот вид имеет относительно слабую коррелятивную связь со всеми остальными видами. Доминантность *Oxalis acetosella*, следовательно, значения не имеет; характерно только отсутствие некоторых характерных для неморальных ельников видов (например, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria officinalis*, *Hepatica nobilis*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Stellaria nemorum*, *Actaea spicata*, *Paris quadrifolia*, *Asperula odorata*, *Fragaria vesca*, *Convallaria majalis* и др.), более требовательных к свойствам почвы, количеству света и т. д. Сказанное подтверждается тем фактом, что количество особей *Oxalis acetosella* на 1 м² (среднее для 10 площадок) было при отсутствии неморальных видов почти такое же (около 500 экземпляров), как и при наличии их (около 450 экземпляров).

---

[1] Материалы анализов находятся в фитоценотеке кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского гос. университета.

[2] $P < 0.001$, т. е. с вероятностью 99.9% (по χ^2 в таблице Фишера, — Fisher, 1941).

Следовательно, мы не можем считать *Oxalis acetosella* [1] характерным видом данной ассоциации: этот вид является одним из самых обычных растений, которое, благодаря своей обширной экологической амплитуде, входит в состав целого ряда ассоциаций.



Из вышесказанного вытекает, что в качестве характерных видов могут быть приняты только «узловые» виды намеченных групп. Вопрос о том, заслуживают ли некоторые из вышеупомянутых видов данного названия, является преждевременным вопросом, так как учету должны подлежать все важнейшие виды и, конечно, на основе обширного сравнительного материала.

Обсуждение характерных свойств какой-либо группы видов (а также и отдельных «верных» видов) производится, конечно, не только по сводной таблице.

В теоретической части отметим, что переход от одной характерной группы к другой может быть неясно выражен (вероятно почти никогда не является линеарным). Между группами проявляется многомерная корреляция, которую на основе табл. 2 даже в упрощенном виде было бы сложно отразить графически. С этой целью (так же как и для отражения связей, выражаемых при помощи $\varkappa$-квадрата, коэффициентов Жаккара, Коуля и др.) с хорошим успехом употребляется так называемый метод дендрита (Florek и др., 1951; Steinhaus 1959, и др.) польских исследователей (дендрит Вроцлавы), нашедший применение в геоботанике (Matuszkiewicz i Polakowska, 1955, и др.).

Этот метод в советской геоботанике пока не применяется. Мы применяем соединение этого метода с коэффициентом Кендэля. Так, на графике (см. рисунок) радиус круга соответствует средней величине ($\bar{r}$) корреляционных коэффициентов данного вида ($P = \frac{\bar{r}}{2}$ мм). Контрольный круг (пунктир) обозначает границу индифферентности ($\bar{r} = -0.3$ до 0.3). Центры кругов расположены на определенном расстоянии, соответствующем отдаленности в межвидово-коррелятивном смысле (равняется $100 - r$ в миллиметрах). Цифры обозначают величины коэффициента r между приведенными видами.

Нам представляется несомненным, что с применением описанных методов вопрос о реальности характерных видов может быть разрешен. Для этой цели следует только провести обширную счетную работу.

В заключение следует сказать, что в будущем придется, может быть, учитывать некоторые поправки, но в принципе употребляемые нами математические методы являются перспективными не только при решении данного вопроса, но и в других направлениях геоботаники, особенно в экспериментальной геоботанике.

---

[1] При $P < 0.001$.

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица межвидовых корреляционных коэффициентов

	Виды	r	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	*Oxalis acetosella*	32.57	—	$r = 51.9$	1.5	46.3	42.5	34.9	24.5	25.1	33.4	31.9	33.7
2	*Majanthemum bifolium*	28.50	$\frac{151}{14}$	—	−8.7	43.8	28.5	13.8	47.0	23.8	21.7	31.3	14.8
3	*Vaccinium myrtillus*	39.86	$\frac{119}{9}$	$\frac{112}{9}$	—	55.1	−73.7	−54.5	39.0	−40.2	−43.1	−34.6	−48.2
4	*Calamagrostis arundinacea*	26.22	$\frac{139}{16}$	$\frac{124}{18}$	$\frac{119}{30}$	—	25.4	19.2	37.7	4.0	6.2	19.6	4.9
5	*Luzula pilosa*	36.87	$\frac{111}{21}$	$\frac{107}{21}$	$\frac{79}{23}$	$\frac{96}{27}$	—	37.2	−1.9	28.8	35.7	52.5	43.6
6	*Rubus saxatilis*	38.42	$\frac{93}{22}$	$\frac{96}{21}$	$\frac{60}{23}$	$\frac{80}{30}$	$\frac{70}{53}$	—	−15.4	38.3	65.4	49.2	56.3
7	*Trientalis europaea*	23.41	$\frac{88}{20}$	$\frac{91}{30}$	$\frac{78}{44}$	$\frac{83}{36}$	$\frac{56}{42}$	$\frac{47}{52}$	—	−10.3	−25.1	−22.5	−10.7
8	*Anemone nemorosa*	31.05	$\frac{83}{21}$	$\frac{80}{23}$	$\frac{50}{22}$	$\frac{69}{28}$	$\frac{62}{54}$	$\frac{57}{68}$	$\frac{40}{54}$	—	48.0	53.4	38.6
9	*Lamium galeobdolon*	37.52	$\frac{77}{24}$	$\frac{72}{26}$	$\frac{43}{24}$	$\frac{63}{31}$	$\frac{59}{60}$	$\frac{65}{80}$	$\frac{31}{54}$	$\frac{52}{81}$	—	58.0	39.0
10	*Carex digitata*	37.69	$\frac{73}{24}$	$\frac{71}{29}$	$\frac{43}{28}$	$\frac{64}{36}$	$\frac{61}{66}$	$\frac{54}{78}$	$\frac{30}{57}$	$\frac{52}{85}$	$\frac{50}{92}$	—	23.9
11	*Crepis paludosa*	31.27	$\frac{63}{26}$	$\frac{57}{27}$	$\frac{31}{28}$	$\frac{48}{32}$	$\frac{47}{64}$	$\frac{50}{86}$	$\frac{28}{67}$	$\frac{41}{86}$	$\frac{38}{92}$	$\frac{32}{90} = \frac{A}{B}$	—
	Общий	33.03	$r_{\text{крит.}} = 23.2\ (P = 0.001)$										

•

ЛИТЕРАТУРА

(Кару и Вильясоо) Karu H. ja L. Viljasoo. (1956). Растительный покров низинных болот Хаапсалуского района Эстонской ССР. Резюме. Ежегодн. Эстонск. общ. естествоиспыт., 49.—(Кару и Муйсте) Karu A. ja L. Muiste. (1958). Eesti metsakasvukohatüübid. — Кендэл М. Д. и Д. Э. Юл. (1960). Теория статистики : 315. — Липпмаа Т. М. (1946). О синузиях. Сов. ботан., 3., — Сукачев В. Н. и С. В. Зонн. (1961). Методические указания к изучению типов леса. — (Трасс) Trass H. (1958). Проблемы теории геоботаники в связи с классификацией растительности низинных болот. Резюме. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 64. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Fisher R. A. (1941). Statistical methods for research workers. — Lippmaa T. (1933). Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni pohijooni. — Lippmaa T. (1938). Areal und Altersbestimmung einer Union (Galeobdolon — Asperula — Asarum U.) sowie das Problem der Characterarten und der Konstanten. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tart., 6, 2. — Lippmaa T. (1939). The Unistratal Concept of Plant Communities (the Unions). Amer. Midl. Natur., 21, 1. — Matuszkiewicz Wl. i M. Polakowska. (1955). Materialy do fitosocjiologizne systematyki borow mieszanych w Polsce. Acta Soc. Bot. Poloniae, 24, 2. — Steinhaus H. (1959). Kaleidoskop der Mathematik : 128. — Vries D. M. de (1953). Objektive Combinations of Species. Acta Bot. Neerl., 1. — Vries D. M. de (1954). Ecological results obtained by the use of interspecific correlation. OEEC European grassland conference. — Vries D. M. de (J. P. Baretta a. G. Hamming.). (1954). Constellation of frequent herbage plants, based on their correlation in occurrence. Vegetation, V—VI : 105—111.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР,
Тарту.

(Получено 28 IV 1962).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

А. П. Юновидов

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ЛЕСА И СТЕПИ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАЗАХСТАНСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА

С 5 рисунками

Исследование взаимоотношений леса и степи проводилось нами на территории Кокчетавской обл. Климат области континентальный. Средняя годовая температура воздуха 1.2—2.4°, абсолютный минимум воздуха —46°, абсолютный максимум +41°. Продолжительность безморозного периода 110 дней. Количество осадков 260—390 мм (в горно-сопочных районах выпадает в среднем 390 мм, в равнинных 260—300 мм).

Мелкосопочник представляет собой холмистую равнину с отдельными горными массивами. Абсолютная высота некоторых гор (Имантау, Кокчетау) достигает 790—887 м. Сопки превышают межсопочные пространства на 50—150 м.

Материнские почвообразующие породы по склонам гор и сопок представлены элювием гранитов, порфиритов, кварцитов и сланцев. В межсопочных впадинах встречаются карбонатные суглинки и глины, отложенные в результате элювиально-делювиальных процессов.

На прилегающих к сопкам степных равнинах наиболее распространены обыкновенные и южные черноземы. В понижениях встречаются солонцы, луговые, лугово-черноземные, осолоделые и лугово-болотные почвы. На водораздельных равнинах и верхних частях пологих склонов под березово-осиновыми лесами развиваются серые лесные почвы. Дерново-подзолистые почвы формируются под сосновыми, иногда березово-сосновыми лесами по склонам гор и сопок. Почвообразующей породой здесь служит грубообломочный элювий, образовавшийся в результате выветривания плотных пород, главным образом гранитов.

Горные массивы покрыты преимущественно сосновыми лесами, на пологих склонах, переходящих в равнины, произрастают смешанные леса с преобладанием березы; леса имеют резко выраженный островной характер. Разнотравно-ковыльная, типчаково-ковыльная и ковыльно-типчаковая степи занимают межлесные пространства на шлейфах сопок, в межсопочных понижениях, на водоразделах и т. д.

А. Я. Гордягин (1916), Л. Н. Грибанов (1957) считают островные леса казахстанского мелкосопочника реликтовыми образованиями, остатками более обширных лесов, имевших связь с тайгой Урала и Алтая. Касаясь лесных полян и не покрытых лесом горных склонов, Гордягин высказывается за то, что они были в прошлом покрыты лесом, и их безлесие он связывает с деятельностью человека.

В. Н. Сукачев (1948) считает этот вопрос более сложным. Ссылаясь на то, что растительный покров большинства лесных полян сложен из типичных степных представителей (овсяница, ковыли) с участием степного кустарника *Spiraea crenifolia*, и указывая на разницу в механическом составе почвы, в содержании гумуса на полянах по сравнению с соседними участками леса, он полагает, что вопрос о причинах безлесия полян не может считаться окончательно разрешенным в направлении, намеченном Гордягиным.

Е. Л. Лимберг (1948) на основании численных соотношений степных и лесных видов растений, произрастающих в лесу и на поляне, вблизи лесной опушки, пришел к заключению, что в настоящее время «происходит внедрение элементов степи в лес и отступание леса от полян». Свои выводы автор подкрепляет наблюдениями за лесовозобновлением под пологом древостоев и на открытых участках.

Л. Н. Грибанов (1957) приводит массовый фактический материал, убедительно свидетельствующий о роли человека в изменении характера растительности описываемого района. По его данным, катастрофическое сокращение площади лесов произошло на протяжении последних 200 лет. Главной причиной этого явления автор считает «не биологическое „угасание“ древних лесов, а лесные пожары и неразумное, хищническое уничтожение их человеком».

С. А. Петров (1959) отмечает, что в условиях островных боров протекают одновременно два противоположных процесса: остепнение лесов и залесение степей. По его наблюдениям, наступление степи на лес имеет место со стороны южной стены леса. У северной и западной стен леса налицо явное наступление леса на степь.

Вопрос о взаимоотношении леса и степи имеет не только теоретический интерес, но и практическое значение. От решения этой проблемы зависит выбор направления рационального использования земель тех или иных категорий. В настоящее время наблюдается путаница в вопросах организации территории лесхозов: одни лесоустроители относят поляны со скелетными почвами, сформировавшимися на продуктах разрушения гранита, к категории лесных площадей и включают их в лесокультурный фонд, другие зачисляют их в категорию нелесных площадей, полагая, что они должны быть использованы в качестве пастбищ. Работники лесхозов испытывают затруднения при выборе участков под лесные культуры. Поэтому крайне важно установить, какие категории степных участков в недалеком прошлом были заняты лесом. Необходимо вскрыть причины смены растительности: является ли сокращение площади лесов результатом их естественного угасания под влиянием изменения климата в неблагоприятном для леса направлении, или оно вызвано хозяйственной деятельностью человека.

Надежным показателем, характеризующим степень устойчивости насаждений в тех или иных лесорастительных условиях, следует считать ход естественного лесовозобновления.

Нами на протяжении 30 лет велись наблюдения за процессом естественного возобновления на гарях, лесосеках, прогалинах и полянах в лесах Кокчетавской области. Наблюдения показали, что гари, как правило, быстро заселяются древесными породами. Многочисленные всходы сосны, березы и осины появляются в такие годы, когда обильное семеношение сочетается с благоприятными для прорастания семян метеорологическими условиями.

Следует, однако, отметить, что в тех случаях, когда огнем уничтожен лес на большой территории, почвление самосева наблюдается не на всей гари, а только вблизи источников семян, т. е. возле уцелевших от огня деревьев и стен леса. Вся остальная часть гари, за отсутствием лесных семян, постепенно превращается в прогалину. В растительном покрове начинают доминировать степные виды: *Stipa capillata* L., *S. rubens* Smirn., *Koeleria gracilis* Pers., *Festuca sulcata* Hack. и др. Происходит постепенное остепнение центральной части гари, удаленной от стен леса.

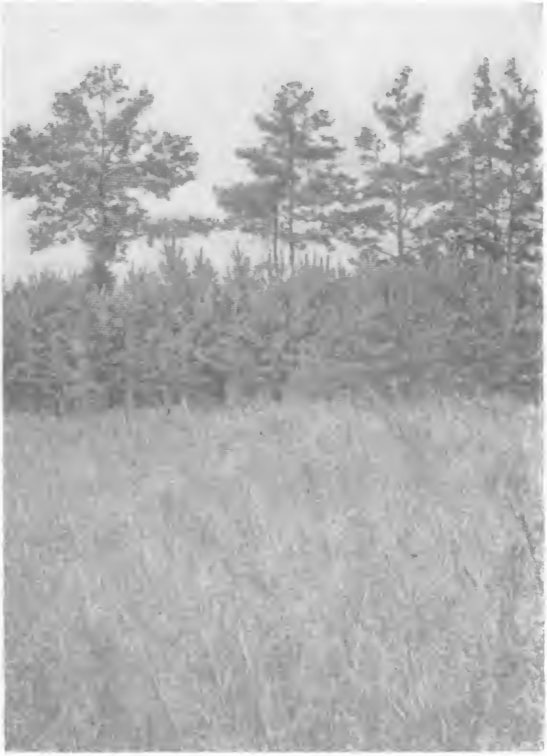


Рис. 1. Сосновый молодняк под кронами одиночных деревьев среди ковыльно-типчаковой поляны (Мирное лесничество).

На суглинистых почвах, в разнотравных березняках зарастание гари степными злаками происходит быстрее, по сравнению с щебнистыми, дресвяными почвами; поэтому в этом типе леса чаще наблюдаются случаи остепнения, т. е. превращения гарей в остепненные прогалины. Лесовозобновление протекает здесь успешно лишь при условии, если к моменту наступления благоприятных для прорастания семян и роста всходов метеорологических условий на гари не успеет образоваться дернина.

Возобновление сосны под пологом материнских древостоев в островных борах Казахстанского мелкосопочника протекает успешно (рис. 1). Во всех типах леса в спелых насаждениях сосновый подрост, за редкими исключениями, встречается в достаточном количестве. Местная сосна в молодом возрасте отличается повышенной устойчивостью к затенению. Угнетенные растения после выставления их на простор быстро поправляются и через 1—2 года дают нормальный прирост в высоту.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что в условиях современного климата лес может здесь восстанавливаться естественным путем. Никаких признаков распада древостоев, т. е. естественного угасания островных боров, не заметно. Мало того, при известных условиях в благоприятные годы древесная растительность способна расширять занятую лесом территорию. Заключение Е. Л. Лимберга о том, что сосновый и березовый молодняк никогда не выходит на поляны, не соответствует действительности. Уместно отметить, что дирекция заповедника «Боровое» в примечании к статье Лимберга считает его мнение ошибочным и указывает на многочисленные случаи прекрасного естественного облесения полян.

Следует, однако, подчеркнуть, что появление самосева за пределами древостоя на окружающих полянах наблюдается чаще всего возле северной (рис. 2) и значительно реже возле южной кромки леса (рис. 3).

Это обстоятельство послужило С. А. Петрову основанием для вывода, что лес наступает на степь своей северной опушкой и отступает у южной стены. Первая часть упомянутого положения не вызывает возражений, вторая же нашими наблюдениями не подтверждается. Из концепции Петрова логически вытекает вывод о постепенном перемещении островков леса в северном направлении. В самом деле, если северные и южные границы лесных островов смещаются в одном направлении, то эти леса постепенно перемещаются с одного места на другое. Едва ли такое представление отражает действительный характер смены растительности под влиянием вековых изменений климата. Более вероятным следует считать, что при изменении климата смещаются границы растительных зон, а не границы отдельных островков леса внутри зоны.

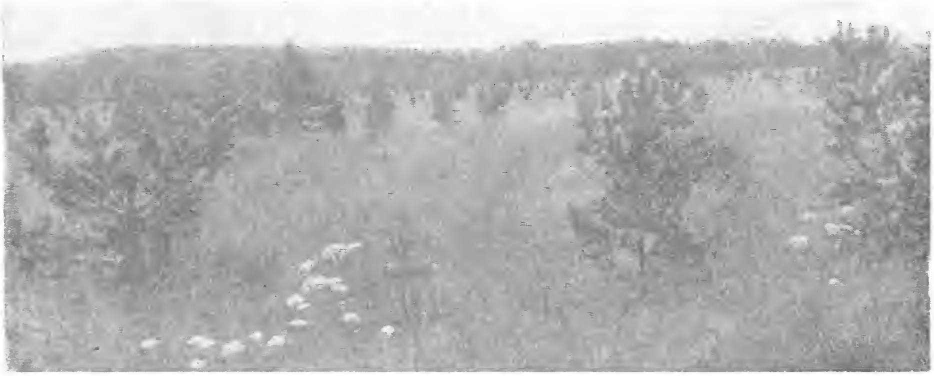


Рис. 2. Естественное заселение сосной ковыльно-типчаковой поляны (Золотоборский лесхоз).

Особый интерес представляет вопрос о происхождении полян среди березовых лесов Золотоборского и Зерендинского лесхозов и о взаимоотношении между древесной и степной растительностью в данных условиях в настоящее время. Наиболее типичными почвами для этих полян являются обыкновенные суглинистые черноземы. Под соседними березовыми насаждениями встречаются слабоподзолистые суглинистые почвы и выщелоченные черноземы на карбонатных материнских породах.

Мы разделяем мнение И. И. Гантимурова (1957), считающего, что многие из этих полян, за исключением засоленных участков, в прошлом были покрыты лесом. В настоящее время они заняты лугово-разнотравными и типчаково-ковыльными фитоценозами.

Отрицательным фактором, препятствующим появлению древесных растений на задернелых полянах, является травянистая растительность. Она мешает прорастанию семян. Появившиеся всходы часто гибнут от недостатка влаги. П. А. Костычев (1949) справедливо полагал, что «причина отсутствия лесов в степи не в климате. . ., а просто в том, что конкуренция дикой растительности не допускает распространения лесов».

Уничтожение дернины способствует появлению самосева древесных пород, например в 87-м и 88-м кварталах Котуркульского лесничества на заброшенных пашнях сформировались прекрасные березовые древостои. Подсчет годичных слоев показал, что всходы березы появились здесь в 1946 г., отличавшемся обилием сосадков. В Золотоборском лесхозе наблюдаются случаи зарастания сосной заброшенных дорог, лишенных живого покрова. Особенно интересна в этом отношении старая караванная дорога: отдельные участки ее, расположенные среди типчаково-ковыльных и лугово-разнотравных фитоценозов, в настоящее время покрыты густым молодняком сосны, имеющим возраст 12—15 лет (рис. 4). Необходимо подчеркнуть, что во влажные годы возможно естественное облесение задернелых полян. Такие случаи имеют место в ряде кварталов

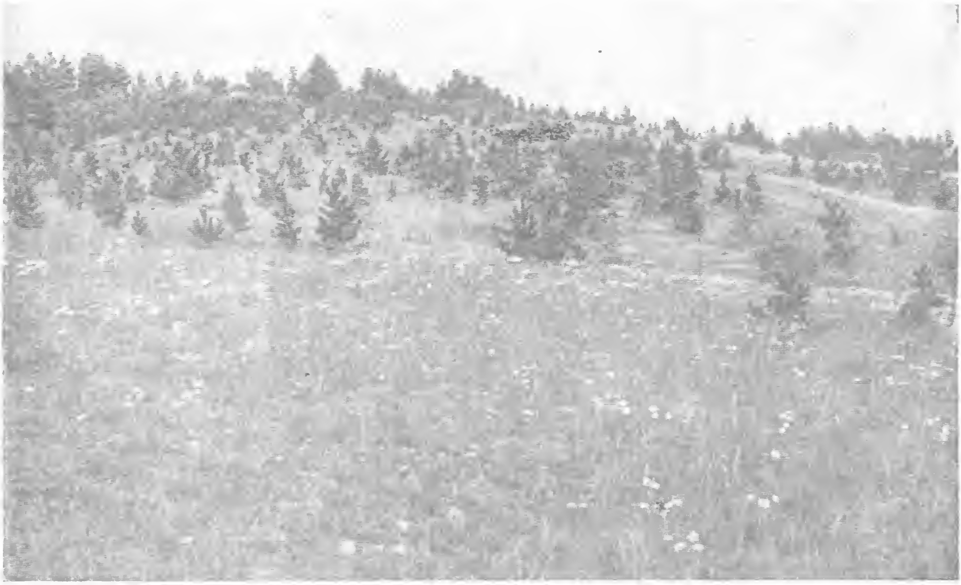


Рис. 3. Естественное облесение южного склона кварцитовой сопки (Мирное лесничество, кв. 2).

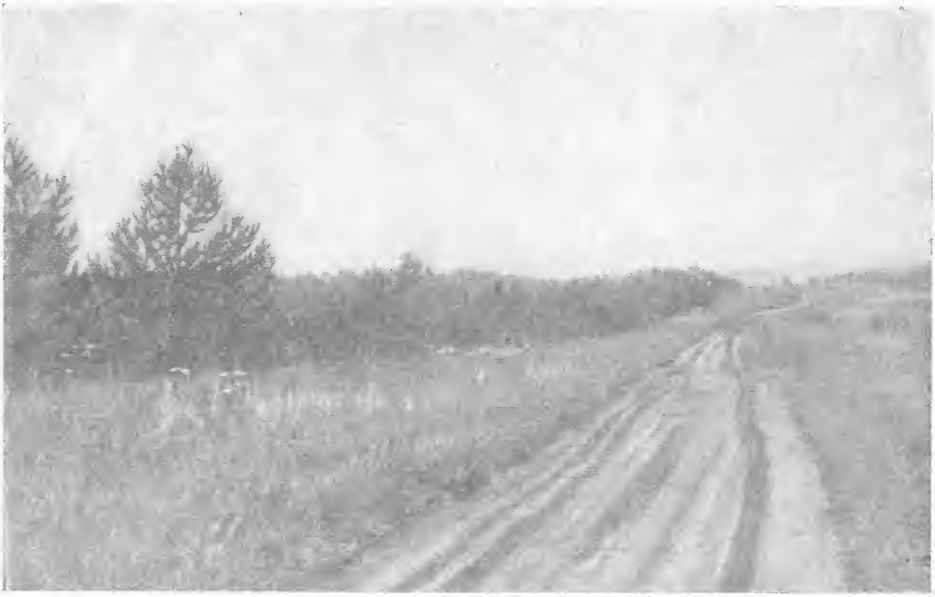


Рис. 4. Подрост соснового молодняка на заброшенной минерализованной колее караванной дороги (Золотоборский лесхоз).

Котуркульскго лесничества. Основными причинами, задерживающими этот процесс, являются сенокошение и пастьба скота.

Отдельно следует остановиться на причинах безлесия южных склонов. Весьма вероятно, что в недавнем прошлом они были покрыты лесом. Основанием для такого предположения может служить наличие леса на южных склонах гор Кокчетавского массива. Горы Синюха и Спящий рыцарь в Щучинском районе, гора Кашкарбай в Зерендинском районе и многие мелкие возвышенности и сопки покрыты лесом со всех сторон. Причиной исчезновения леса на южных склонах следует считать лесные пожары.

Возможность естественного облесения остепненных южных склонов очень ограничена, но полностью не исключена; так, мы наблюдали случаи появления соснового молодняка на кварцитовых сопках в Мирном лесничестве. Довольно успешно протекает лесовосстановительный процесс на гранитных сопках в Боровском лесоохотничьем хозяйстве (рис. 5).

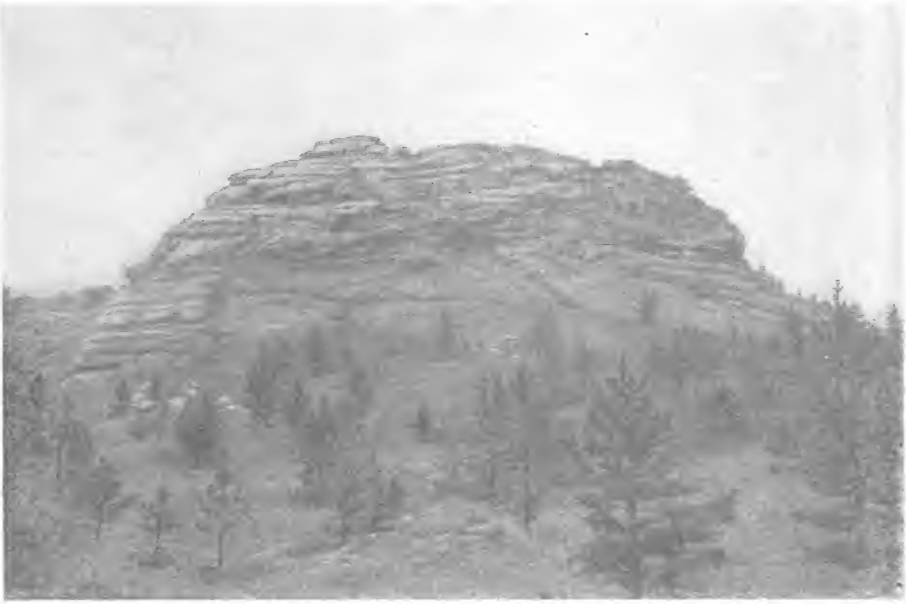


Рис. 5. Возобновление сосны на южном склоне гранитной сопки (Боровское лесничество).

Лесорастительные условия на южных склонах наименее благоприятны. Зимние осадки здесь не задерживаются, ветер сносит их в понижения. Летом почва сильно прогревается и быстро теряет влагу в результате физического испарения. Недостаток влаги препятствует прорастанию семян. Всходы сосны часто гибнут от ожога корневой шейки. Нередко они уничтожаются саранчовыми, и только во влажные годы самосев может закрепиться на южных склонах, причем по мере проникновения корней в глубь грунта засухоустойчивость сосны возрастает. После смыкания крон условия среды изменяются в пользу древесных растений: при недостатке света светолюбивые степные злаки погибают, микроклимат становится более благоприятным для лесной флоры.

Таким образом, многолетние наблюдения показывают, что если человек не нарушает естественного хода формирования, то в условиях современного климата на территории мелкосопочника древесная растительность способна вытеснить степную с тех участков, которые в прошлом были заняты лесом.

Мы склонны полагать, что сокращение площади лесов под влиянием человека началось давно. Находки каменных орудий подтверждают пребывание здесь человека уже в эпоху неолита. В эпоху бронзы плотность населения возросла. Могильники андроновских племен встречаются довольно часто. Эти племена занимались пастушеским скотоводством и примитивным земледелием. В целом же в бронзовый век влияние человека на лес было относительно невелико. Оно резко усилилось после перехода к кочевому способу хозяйства. Количество скота увеличилось. Кочевники с давних пор широко практиковали выжигание старой сухой травы с целью «омоложения» пастбищ. Они не могли не заметить, что скот охотнее поедает траву, когда в ней нет примеси сухих старых стеблей. Поэтому, переезжая на летние пастбища, кочевники пускали палы вблизи зимовок и тем самым обеспечивали свой скот хорошими зимними выпасами. Для зимних стоянок лучшими местами считались защищенные от ветра лесные опушки. Так как движение огня не регулировалось, то пожар со степных участков нередко проникал в соседние леса и наносил им серьезный ущерб. Тушением пожаров никто на занимался.

В XVIII—XIX вв. плотность населения стала быстро увеличиваться в связи с переселением земледельцев из европейской части России. Возросла потребность населения в древесине для строительства жилья и топлива. С ростом населения увеличивалось количество случаев лесных пожаров. Основной их причиной было неосторожное обращение с огнем при выжигании пастбищ и стерни. Живыми свидетелями этих пожаров являются старые деревья, имеющие на стволах пожарные подсушины. Отдельные древостои в течение своей жизни повреждались огнем 4—5 раз. Площадь лесов катастрофически сокращалась.

Приходится удивляться тому, как могли при таком обращении с огнем сохраниться до наших дней отдельные островки леса. Это еще лишний раз подтверждает, что местные древесные породы хорошо приспособились к существованию в данных экологических условиях.

Следует отметить, что первые шаги по организации лесного хозяйства в крае царским правительством были сделаны лишь в конце XIX в. Лесничества в начальный период их существования не имели технических средств для тушения пожаров, поэтому ущерб от огня достигал больших размеров.

В настоящее время лесистость Кокчетавской области составляет 4.2%.

По данным Института почвоведения АН КазССР (Почвы. . ., 1960), почвы расчлененного рельефа на плотных породах занимают 482 тыс. га. В прошлом они были, по-видимому, покрыты лесом. Если к этому добавить осолоделые почвы, занятые кустарниками, и площадь существующих лесов, то в сумме они составят 14% от всей площади области. Надо полагать, что лесистость в прошлом была значительно выше и, вероятно, приближалась к 20%, так как лесами были заняты, кроме перечисленных категорий земель, значительные площади полян с черноземными суглинистыми почвами.

В заключение следует отметить, что лесистость в районе мелкосопочника недостаточна. Ее нужно повысить путем облесения ранее занятых лесом площадей. Безлесные участки с выходами гранита на поверхность необходимо облесить сосной. Использование этих участков в другом направлении не целесообразно. Кроме того, должна быть усилена противопожарная охрана.

Литература

Гантимуров И. И. (1957). Почвенные условия в основных типах леса бывшего заповедника «Боровое» Казахской ССР. Тр. Новосибирск. с.-х. инст., XII. — Гордягин А. Я. (1916). К флоре Акмолинской области. — Грибанов Л. Н. (1957). К истории степных боров Западной Сибири. Бот. журн., 4. — Костычев П. А. (1949). Почвы черноземной области России. — Лимберг Е. Л. (1948). Материалы к познанию взаимоотношений леса и степи в условиях заповедника «Боровое». Тр. гос. заповедн. «Боровое», 1. — Петров С. А. (1959). Взаимодействие между лесом и степью в сосновых борах Казахского мелкосопочника. Лесн. хоз., 3. — Почвы Казахской ССР. (1960). Сб. 2. Алма-Ата. — Сукачев В. Н. (1948). Очерк лесной растительности заповедника «Боровое». Тр. гос. заповедн. «Боровое», 1.

Казахский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства,
г. Щучинск Кокчетавской обл.

(Получено 25 XI 1962).

О. С. Горожанкина

РАСТЕНИЯ-ИНДИКАТОРЫ ПОЧВ ВОДОРАЗДЕЛОВ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ РАЙОНОВ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С 4 рисунками

Значение растений как индикаторов природных условий общеизвестно. Этому вопросу посвящено большое количество работ как советских, так и зарубежных ботаников. Достаточно назвать работы Г. В. Высоцкого (1904), Л. Г. Раменского (1938), Е. А. Востоковой (1953) И. В. Ларина (1953), С. В. Викторова (1955, 1962), Б. В. Виноградова (1955) и др., а из зарубежных — работы Клементса, Шанца и Бриггса, Майнцера, Реноде и др.

Индикаторные свойства растений используются для различных целей: для сельскохозяйственной и мелиоративной оценки земель, при разведке нахождения пресных вод, разведке на полезные ископаемые, при определении пригодности почв и грунтов под те или иные сооружения и т. д. При этом в качестве индикаторов используются как целые ценозы, так и отдельные группы видов. В частности, отдельные виды-индикаторы могут быть применены при составлении карт восстановленного растительного покрова, освоенных территорий, где коренные растительные сообщества сохранились лишь в очень небольшой степени. Это и было сделано для геоботанической карты южной половины Ростовской обл. в 1954—1957 гг., в составлении которой автор принимал участие.

В данном случае индикаторами являлись растения, чутко реагирующие на изменение природных условий, но устойчивые по отношению к различным видам хозяйственного воздействия, а поэтому встречающиеся не только в коренных ценозах, но и во всех (или по крайней мере во многих) производных группировках антропогенного происхождения. Другими словами, наибольшее индикаторное значение имеют виды «верные» не столько ассоциации, сколько местообитанию.

Виды, удовлетворяющие этим требованиям, подбирались как на основании литературных данных, так и на основании наших собственных наблюдений.

При диагностике вариантов степи, составляющей зональную растительность Ростовской обл., использовались преимущественно представители многолетнего разнотравья, полукустарников и низкорослых степных кустарников. Они были разбиты на три основные экологические группы:

1) сравнительно мезофильные виды, свойственные разнотравно-дерновинно-злаковой степи на черноземах; сюда относятся: бобовник *Amygdalus nana* L., девясил германский *Inula germanica* L., кермек широколистный *Limonium latifolium* Kuntze и др.

2) умеренно-ксерофильные виды, менее требовательные к влаге, также распространенные в разнотравно-дерновинно-злаковой степи, но частично заходящие и в сухую дерновинно-злаковую степь на почвах каштанового типа; в состав этой группы входят: люцерна желтая *Medicago romanica* Prod., шалфей степной *Salvia tesquicola* Klok. et Robod., полынок *Artemisia austriaca* Jacq. и ряд других;

3) ксерофильные виды, распространенные преимущественно в сухой и пустынной степи (дерновинно-злаковой и полынно-дерновинно-злаковой степи); белая полынь *Artemisia lercheana* Web., прутняк *Kochia prostrata* Schrad., кермек сарептский *Limonium sareptanum* Hams, грудница *Linosyris villosa* DC. и др.

Как известно. сухая и пустынная степи являются по большей части комплексными, на основном степном фоне имеются пятна более ксерофильной растительности солонцов и более мезофильной растительности микропонижений. Иногда подобная комплексность наблюдается и в черноземной дерновинно-злаковой степи. Перечисленные виды-индикаторы использовались для диагностики вариантов степи на ее основном фоне, для других же компонентов комплекса, а также для интразональной растительности речных долин и бессточных понижений имелись другие группы индикаторов, на которых в настоящем сообщении мы останавливаться не будем.

Задачей настоящей работы были: объективная проверка степени надежности и чувствительности выбранных растений-индикаторов и, в частности, определение степени их приуроченности к определенным почвенным разностям.

Для этой цели были использованы материалы почвенного обследования, проводившегося Южным институтом по проектированию водного хозяйства (г. Ростов-на-Дону), в котором автор принимал участие в качестве старшего геоботаника-почвоведа. Работа велась на территории шести административных районов, расположенных в юго-восточной части Ростовской обл. на междуречье рек Сала и Маныча и на склонах Ергеней.

Природные условия (в том числе и почвенные) обследованной территории весьма неоднородны и меняются на коротком расстоянии. В западной части, где климат менее засушлив, на плакорных пространствах формируются южные черноземы и темнокаштановые почвы; далее на восток, в связи с усилением аридности климата, эти почвы уступают место каштановым и светлокаштановым почвам.

Во время полевых исследований около каждого почвенного разреза делалось краткое описание растительности с перечислением видов, составляющих основу травостоя и сопутствующих, а также определялось хозяйственное состояние территории. При камеральной обработке эти описания группировались по почвенным разностям, причем выяснялось, какие из подлежащих проверке видов-индикаторов встречались на данной почвенной разности. Для каждого вида вычислялось процентное отношение количества разрезов, при которых данный вид был отмечен, к общему числу разрезов, описанных в пределах этой почвенной разновидности.

Названная величина давала возможность судить о степени «верности» вида-индикатора почвенной разновидности. При этом учитывалось хозяйственное состояние территории, на которой делались почвенные разрезы, так как проверяемые виды должны были, как указывалось выше, отличаться устойчивостью к хозяйственному воздействию и встречаться не только в составе коренных, но и в производных растительных группировках.

Затем для тех почвенных разрезов, на которых данный вид-индикатор встретился в пределах одной и той же почвенной разновидности, определялись средняя, минимальная и максимальная величины основных морфологических признаков почвы: мощность гумусового горизонта, глубина вскипания от соляной кислоты, глубина залегания белоглазки, характер последней, залегание сульфатов, глубина уплотнения, наличие языков затеков и др. Это позволяло судить о связи растений-индикаторов с отдельными морфологическими свойствами и признаками почвы, проследить более тщательно зависимость их от почвенных условий.

Для проверки степени чувствительности трех ранее указанных экологических групп растений-индикаторов было взято 845 разрезов, сделанных на зональных, фоновых почвах: на разновидностях южных черноземов, на темнокаштановых, каштановых и светлокаштановых почвах. На каждую разновидность приходилось 60—70 разрезов, сделанных на участках с различным хозяйственным состоянием: на целине, на сбоях разной степени и на залежах разного возраста.

Результат проделанной обработки представлен на диаграммах (рис. 1—4). На рис. 1 сопоставлен состав видов-индикаторов на четырех подтипах почв: на южных черноземах, темнокаштановых, каштановых и светлокаштановых почвах, без разделения на разновидности. Из рисунка видно, что виды-индикаторы первой, относительно мезофильной группы в нашем районе исследования приурочены к южным черноземам; виды второй, умеренно-ксерофильной группы встречаются как на черноземах, так и на темнокаштановых и каштановых почвах; виды третьей группы, наиболее ксерофильные, распространены на всех почвах каштанового типа почвообразования, причем количество их непрерывно возрастает по мере ухудшения условий увлажнения. Чаще всего они встречаются на каштановых и светлокаштановых почвах.

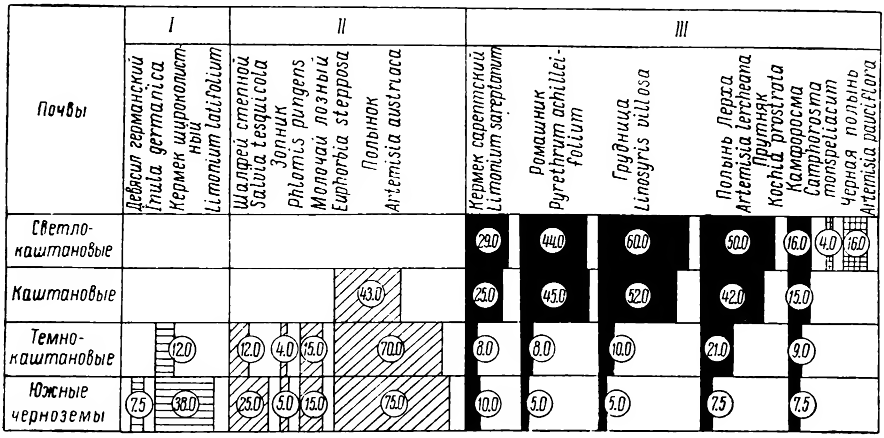


Рис. 1. Состав растений-индикаторов по экологическим группам (I—III) на различных почвах в юго-восточных районах Ростовской обл. (в %).

Однако абсолютной приуроченности каждой группы видов-индикаторов к определенным подтипам почв не наблюдается. Так, кермек широколистный, характерный для чернозема, заходит частично и на темнокаштановые почвы, а полынок, принадлежащий к группе умеренно-ксерофильных видов, встречается на каштановых почвах реже, чем на светлокаштановых и значительно реже, чем на черноземах. С другой стороны, пустынные виды отмечались не только на почвах каштанового типа почвообразования, но иногда и на южных черноземах.

Все это свидетельствует, казалось бы, о недостаточной чувствительности, тонкости выбранных нами индикаторов к почвенным условиям. Однако сравнение (рис. 2—4) состава видов-индикаторов по отдельным почвенным разновидностям в пределах каждого подтипа доказывает противоположное.

Из рис. 2 видно, что характерные для черноземов относительно мезофитные виды встречаются как на несолонцеватых, так и на солонцеватых разностях. Также ведут себя виды второй, умеренно-ксерофильной группы. Ксерофильные же пустынные виды приурочены почти исключительно к солонцеватым разновидностям и почти отсутствуют на обычных несолонцеватых южных черноземах.

Иная картина наблюдается при сравнении солонцеватых и несолонцеватых разновидностей темнокаштановых почв (рис. 3). Здесь солонцеватость почвы находит отражение не только в усилении ксерофильных видов, но и в резком уменьшении количества более мезофильных. Представитель первой группы, кермек широколистный, заходит чаще всего только на лучшие несолонцеватые разновидности темнокаштановых почв; виды второй, умеренно-ксерофильной группы встречаются на этих разновидностях значительно чаще, чем на солонцеватых.

Таким образом, испытывавшиеся нами виды-индикаторы дают возможность достаточно надежно различать не только подтипы почв, но и более мелкие систематические единицы, какими являются солонцеватые и несолонцеватые разновидности каждого подтипа. Так, например, солонцеватые южные черноземы легко отличимы как от несолонцеватых разновидностей того же подтипа, так и от темнокаштановых почв.

От первых они отличаются наличием ксерофильных пустынных видов, а от вторых — присутствием значительного количества мезофильно-степной группы.

Еще более чутко реагируют избранные нами виды-индикаторы на изменения каштановых почв. Выше мы отметили, что на этих почвах иногда встречается полынок, растение умеренно ксерофильной группы, широко распространенное в условиях менее засушливых, чем условия каштановой зоны, и совершенно отсутствующее в более аридных условиях — на светлокаштановых почвах. Было естественным предположить, что полынок приурочен к каким-то лучшим разновидностям каштановых почв.

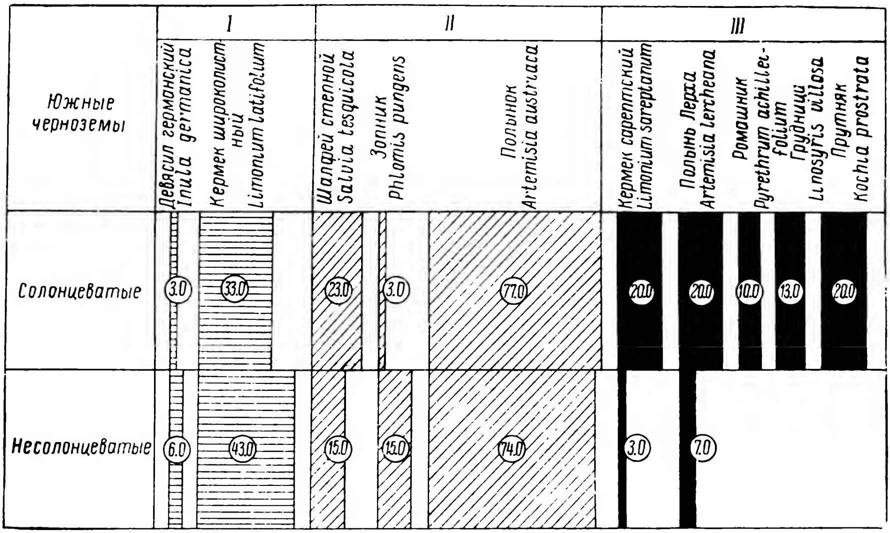


Рис. 2. Состав растений-индикаторов по экологическим группам (I—III) на солонцеватых и несолонцеватых южных черноземах (в %).

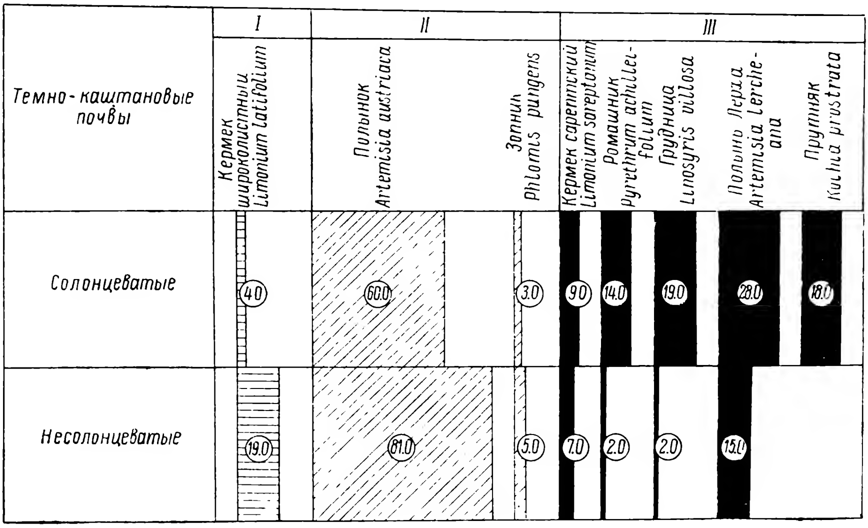


Рис. 3. Состав растений-индикаторов по экологическим группам (I—III) на солонцеватых и несолонцеватых разностях темнокаштановых почв (в %).

Как известно, каштановые почвы все солонцеваты в той или иной степени, и казалось бы, нельзя выделить их разновидности по этому признаку, руководствуясь растениями-индикаторами. Нами были отобраны все разрезы на каштановых почвах, при которых встретился полынок, и сопоставлены с теми разрезами, при которых полынок не был отмечен; состав видов-индикаторов был прослежен на фоне основных морфологических признаков почв (мощность гумусовых горизонтов, вскипание от соляной кислоты, уровень залегания белоглазки и характер ее — расплывчатость, яркость и пр., глубина залегания сульфатов или отсутствие последних и др.).

Состав видов-индикаторов в вариантах степи с полынком и без полынка показан на рис 4.

Оказывается, что на тех почвах, на которых не было полынка, все ксерофильные виды (кроме кермека сарептского) встречались чаще, чем на тех каштановых почвах, где полынка не было. По составу растений-индикаторов каштановые почвы без полынка приближаются к светлокаштановым почвам (рис. 1, III группа и рис. 4, III группа, нижний ряд).

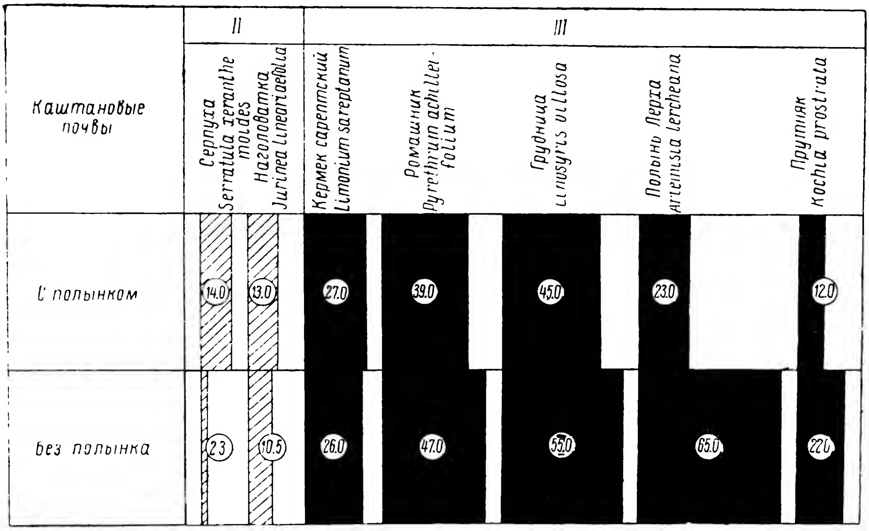


Рис. 4. Состав растений-индикаторов по экологическим группам (II и III) на каштановых почвах (в %).

Вполне определенные различия наблюдаются и в морфологических признаках почвы (см. таблицу).

Морфологические признаки разновидностей каштановых почв

Морфологические признаки	Каштановые почвы	
	с полынком	без полынка
Мощность горизонтов А — В (в см):		
средняя	40.7	39.0
минимальная	33.0	31.0
Глубина вскипания от HCl (в см):		
средняя	41.0	38.5
минимальная	0	34.0
Глубина залегания белоглазки (в см):		
средняя	54.0	48.4
минимальная	—	40.0
Наличие сульфатов:		
% случаев	4	32
глубина (в см)	142–182	72—178

Каштановые почвы с полынком отличались более низким уровнем вскипания от соляной кислоты и заметно более низким залеганием белоглазки. Зачастую белоглазка в них совсем отсутствовала или была расплывчатой. В подавляющем большинстве случаев сульфаты отсутствовали. Они были обнаружены только в 4% разрезов (и то на большой глубине, — 182 см), в то время как на почвах без полынка сульфаты обнаруживались в 32% случаев на глубине от 178 до 72 см.

Следовательно, полынок на каштановых почвах действительно является показателем лучших почвенных разностей, менее солонцеватых, причем он достаточно чутко реагирует на очень небольшие изменения в морфологических признаках почв.

Изложенные результаты исследования показывают, что все выделенные нами растения можно считать надежными индикаторами зональных почв юго-восточных районов Ростовской обл. При этом следует отметить, что значение этих растений как индикаторов возрастает на границах их экологического ареала.

Литература

Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. — Викторов С. В. (1955). Применение геоботанических исследований при геологической съемке. Сов. геолог., 42. — Викторов С. В., Е. А. Востокова и Д. Д. Вышивкин. (1962). Введение в индикационную ботанику. — Виноградов Б. В. (1955). Примеры связи растительности и почв с новейшей тектоникой. Бот. журн., 6. — Востокова Е. А. (1953). Растительность как показатель геологических и гидрогеологических условий в пустынях и полупустынях в связи с их освоением. Автореф. канд. диссерт., МГУ.— Высоцкий Г. В. (1904). О карте типов местопроизрастаний. В кн.: Современные вопросы русского сельского хозяйства. — Ларин И. В. (1953). Определение почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.

Южгипроводхоз,
Ростов-на-Дону.

(Получено 20 II 1961).

Н. Н. Измайлова

ТРАНСПИРАЦИЯ РАСТЕНИЙ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОГО ПАМИРА

С 2 рисунками

Изучением водного режима растений альпийского пояса уже занимался ряд ученых на Кавказе, в Альпах, Андах и других горных областях (Кохановская, 1925; Berger-Landefeldt, 1936; Pisek u. Cartellieri, 1932, 1934; Hirsch, 1957, и др.). Однако исследований подобного рода на Памире не проводилось, между тем как условия существования растений верхней части альпийского пояса Памира являются чрезвычайно своеобразными и суровыми, отличными от условий этого же пояса других горных систем. В связи с этим изучение водного режима растений верхнеальпийского пояса Памира представляет особый интерес.

В 1958 г. на Памирской биологической станции Академии наук Таджикской ССР под руководством В. М. Свешниковой были начаты работы по исследованию данного вопроса.

Наблюдения проводились на высоте 4760 м над ур. м. в цирке пика Кара-Джилга (Зор), носящем название Зор-Чечекты. Как и весь ландшафт Восточного Памира, цирк Зор-Чечекты образовался в результате оледенения и последующих за ним процессов денудации и аккумуляции (Баранов и Клунников, 1934; Клунников, 1936). Свидетельством тому являются моренные отложения в центральной части цирка, имеющие вид сравнительно плоской террасы высотой от 2 до 5 м.

Мезо- и микрорельеф цирка бугристый, с обилием щебенки, с крупными валунами и обломками скал.

Почвы слабо сформированные, сильно щебнистые и каменистые, суглинистые, бесструктурные. Верхний слой почвы наиболее насыщен водой, что связано с близким расположением и таянием снежника. Максимальное содержание влаги в почве наблюдается в весенние периоды и, по нашим наблюдениям, достигает 30—35%.[1] В середине вегетационного периода содержание влаги уменьшается до 10%, снова повышаясь к концу вегетации за счет оттаивания горизонта вечной мерзлоты. На глубине 50—70 см появляется верховодка.

Для климата изучаемого нами микрорайона, как и всего верхнеальпийского пояса Памира характерно, по сравнению с другими горными областями, небольшое количество осадков и их неравномерное распределение по сезонам. Если на Кавказе, по данным А. В. Дорошенко (1926), на высоте 2000—3000 м над ур. м. выпадает от 1500 до 3000 мм осадков, в Альпах — от 2000 до 3100 мм и в Андах — до 1500 мм в год (Дорошенко, 1926; Hirsch, 1957), причем основная масса осадков (до 50—60%) выпадает в летнее время, то на Восточном Памире, в частности в районе исследования, — от 450 до 500 мм осадков в год, из которых только 25% приходится на летний период (Станюкович, 1949; Кишковский, 1950; Кишковский и Артюшенко, 1951). Минимальное количество летних осадков сочетается с интенсивным освещением, большими амплитудами колебания суточных температур, сильными ветрами, сравнительно низкой влажностью воздуха.

---

[1] Пересчеты содержания воды в почвенных горизонтах ведутся на сухой вес почвы.

По данным 1958 и 1959 гг., в районе исследования, в период наибольшего выпадения летних осадков, относительная влажность воздуха достигает в среднем 50%. Самые низкие показания отмечаются в середине августа, когда средние значения достигают всего лишь 20—25%. Относительная влажность сильно изменяется в течение суток: если в утренние часы (9—11 часов) в летнее время она достигает 20—70%, то в дневные часы эти колебания лежат уже в пределах 10—30%.

Данные по температуре воздуха, полученные с помощью приборов-самописцев. показывают, что средние суточные температуры не превышают 10—15°, вместе с тем температуры припочвенного слоя воздуха колеблются от 10 до 40°. В течение дня идет постепенный подъем температур. Так, в начале вегетации максимум приходится на 12—13 часов дня, а в конце вегетационного периода — на 14—15 часов дня. Максимальные среднемесячные температуры наблюдаются в июле. На это же время приходится и период цветения растений. Интересно отметить отклонения в температурном режиме, наблюдавшиеся в течение 1959 г. В этом году в середине июля—начале августа отмечались самые низкие температуры воздуха (среднесуточные температуры снижались до 0°). Потепление же наблюдалось в конце августа—начале сентября, между тем как для этих месяцев в другие годы было характерно резкое снижение температур.

Особенности климата изучаемого района не могут не сказываться на характере растительности. Одной из отличительных черт района является мозаичность и комплексность растительного покрова, большая разреженность и невыработанность растительных ассоциаций, а также приуроченность к наиболее благоприятным условиям местообитания (Станюкович, 1949).

В качестве эдификаторов сообществ можно встретить представителей пустынного, подушечного и лугового типов растительности, которые приурочены к следующим местам обитания:

1) на сухих повышенных, каменисто-щебнистых участках моренной террасы находятся ассоциации полукустарничка *Tanacetum xylorrhizum* и ассоциации травянистых растений, приобретших вид подушек, — *Potentilla pamiroalaica* и *Oxytropis immersa*;

2) на влажных местах по понижениям террасы и склонам цирка распространены ассоциации типичного подушечника *Sibbaldia tetrandra*;

3) вдоль ледниковых потоков располагается луговая растительность с ассоциациями, в которых доминируют *Carex pseudofoetida*, *C. melanantha* и *Primula moorkroftiana*.

Объекты исследования и методика

В качестве объектов исследования были выбраны 11 наиболее характерных и широко распространенных видов различных типов растительности: растения подушечников— *Sibbaldia tetrandra* Bge., *Potentilla pamiroalaica* Juz.; растения пустынь — *Tanacetum xylorrhizum* H. Krasch., растения щебнистых осыпей — *Rhodiola pamiroalaica* Boriss., *Waldheimia tridactylites* Kar. et Kir.; растения лугов — *Colpodium leucolepis* Nevski, *Calamagrostis anthoxanthoides* (Munro) Rgl., *Carex pseudofoetida* Kük., *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge., *Primula moorkroftiana* Wall., *Leontopodium ochroleucum* Beauvd.

Для всех этих видов проводились наблюдения за ходом транспирации на протяжении двух вегетационных периодов в 1958 и 1959 гг. Определения интенсивности транспирации производились методом Л. А. Иванова — быстрого взвешивания с помощью торзионных весов. Экспозиция 3-минутная. Определения проводились каждые 2 часа, начиная с 8 и до 17 часов. По причине большой удаленности объекта от базы, определения интенсивности транспирации в более ранние и поздние часы не были прослежены.[1] Наблюдения проводились через 10—12 дней в течение всего периода вегетации (с 1 июля до 1 сентября). Одновременно с изучением интенсивности транспирации, в те же сроки исследовалась степень открытия устьиц у изучаемых растений; использовался простейший метод Молиша с применением в качестве инфильтрирующихся жидкостей спирта, бензола, ксилола. В дни наблюдений параллельно велись наблюдения за влажностью, освещенностью и температурой воздуха.

Результаты исследования

Для большинства изученных видов характерны сравнительно высокие показатели интенсивности транспирации, сохраняющиеся на протяжении всего вегетационного периода.[2]

---

[1] От территории Памирской биологической станции до места наблюдений было 12.5 км пути по конной тропе.

[2] Все пересчеты интенсивности транспирации велись на сырой вес, вследствие маленьких размеров листовых пластинок, затруднявших определение поверхности листа.

Наибольшая интенсивность транспирации, как видно из таблицы, отмечалась у *Sibbaldia tetrandra*, средняя дневная величина которой в 1958 г. равнялась 450 мг/г сырого веса в час. а в 1959 г. — 640 мг/г; у *Potentilla pamiroalaica* в 1958 г. — 550 мг/г, в 1959 г. — 500 мг/г; у *Tanacetum xylorrhizum* в 1958 г. — 410 мг/г. в 1959 г. — 520 мг/г.

Менее высокие значения интенсивности транспирации наблюдались у *Waldheimia tridactylites*, *Oxygraphis glacialis*, *Colpodium leucolepis*, *Carex pseudofoetida* и *Leontopodium ochroleucum*. Их средняя дневная величина интенсивности транспирации лежала в пределах 380—430 мг/г сырого веса в час в 1948 году и 400—500 мг/г в 1959 г.

Наиболее низкая интенсивность транспирации была отмечена у *Rhodiola pamiroalaica*. Средняя величина ее в 1958 г. составляла 235 мг/г сыр. веса в час, а в 1959 г.— 210 мг/г.

Величина интенсивности транспирации у растений верхней части альпийского пояса Памира в 1958 г. (в числителе) и в 1959 г. (в знаменателе) (в мг/г сырого веса в час)

Растения	Средняя интенсивность транспирации	Максимальная величина	Минимальная величина
Sibbaldia tetrandra	450/640	915/1040	130/430
Leontopodium ochroleucum	280/575	600/1230	104/110
Tanacetum xylorrhizum	410/520	880/970	70/175
Potentilla pamiroalaica	550/500	1610/1020	190/190
Waldheimia tridactylites	420/480	890/860	110/210
Carex pseudofoetida	380/460	980/850	120/180
Colpodium leucolepis	395/430	770/870	225/372
Calamagrostis anthoxantoides	—/350	—/1320	—
Oxygraphis glacialis	430/490	820/1200	155/230
Primula moorkroftiana	300/400	640/910	30/125
Rhodiola pamiroalaica	235/210	630/470	70/40

Изменения в сезонном ходе интенсивности транспирации исследуемых растений выражены достаточно ясно: у всех видов идет снижение транспирации от начала вегетации к концу ее. Максимальные величины отмечаются в конце июля—начале августа и совпадают с периодами наиболее активного роста растений.

Сезонный ход интенсивности транспирации растений наиболее сухих местообитаний — *Potentilla pamiroalaica*, *Tanacetum xylorrhizum* и *Sibbaldia tetrandra* — характеризуется значительными колебаниями величин транспирации в течение вегетации (рис. 1).

У *Waldheimia tridactylites* и *Rhodiola pamiroalaica* — растений-суккулентов, распространенных по щебнистым осыпям и имеющих неглубокую корневую систему, — изменения величины транспирации в течение вегетационного периода довольно слабые и не показывают особенно больших различий в отдельные части сезона.

У луговых растений, таких как *Carex pseudofoetida*, *Colpodium leucolepis*, *Primula moorkroftiana*, *Oxygraphis glacialis*, *Leontopodium ochroleucum*, сезонный ход интенсивности транспирации имеет вид ниспадающих кривых от начала вегетации к концу. Особенно хорошо это видно из наблюдений 1958 г. (рис. 2).

Некоторая несогласованность в ходе кривых 1958 и 1959 гг. связана с климатическими различиями этих двух годов. Внешние условия оказывают большое влияние на характер вегетационных изменений транспирации. Теплый 1959 г. вызвал интенсивное таяние снежников и большее обогащение почвы водой, особенно в августе. В связи с этим у отдельных растений, в частности у *Oxygraphis glacialis*, *Leontopodium ochroleucum*, *Calamagrostis anthoxanthoides*, отмечалась в это время повышенная транспирация (рис. 2).

Ясно выраженной прямой связи транспирации с освещенностью и температурами воздуха в их сезонном ходе не наблюдалось. Транспирация связана в большей степени с биологией самих растений: отмечалось интенсивное повышение транспирации в период цветения и снижение ее в момент плодоношения и завядания.

Как показали наши наблюдения, интенсивность транспирации растений альпийского пояса в высокой степени зависит от содержания воды в почве, особенно в верхних ее горизонтах (0—50 см). В связи с этим можно выделить две группы растений: у *Waldheimia tridactylites*, *Oxygraphis glacialis*, *Colpodium leucolepis*, *Carex pseudofoetida* и *Primula moorkroftiana*, имеющих неглубокую корневую систему, интенсивность транспирации полностью отражает ход влажности в верхнем горизонте почвы (0—10 см): у *Potentilla pamiroalaica*, *Tanacetum xylorrhizum*, *Sibbaldia tetrandra*, *Calamagrostis anthoxanthoides*, *Leontopodium ochroleucum* интенсивность транспирации связана с ходом влажности более глубоких горизонтов почвы, в пределах которых распространена основная масса корней этих растений. Это положение подтверждает выводы И. Н. Бейдеман (1947, 1949, 1960), установившей, что «количество доступной влаги в почве обусловливает транспирационный ритм при прочих факторах среды, находящихся в оптимуме». В связи с тем, что почвы верхней части альпийского пояса содержат довольно большой запас воды, растения достаточно обеспечены влагой, и можно говорить о благоприятном здесь водном режиме растений.

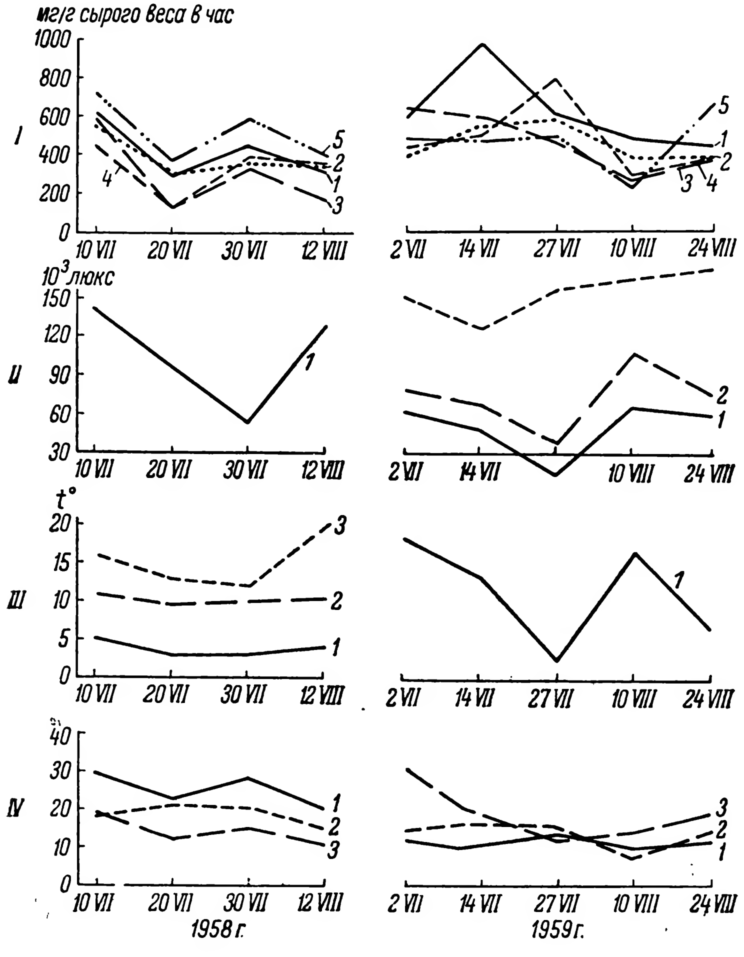


Рис. 1. Сезонные изменения интенсивности транспирации некоторых видов альпийских растений на Памире.

I — интенсивность транспирации: *1* — *Sibbaldia tetrandra*, *2* — *Waldheimia tridactylites*, *3* — *Primula moorkroftiana*, *4* — *Tanacetum xylorrhizum*, *5* — *Potentilla pamiroalaica*. *II* — освещенность (по средним дневным). *III* — температура припочвенного слоя воздуха. *1* — по средним суточным, *2* — по средним дневным, *3* — по средним дневным припочвенного слоя воздуха. *IV* — влажность почвы (в процентах на сухой вес): *1* — на глубине 0—10 см, *2* — на глубине 30 см, *3* — на глубине 50 см.

Одновременно с определениями интенсивности транспирации растений, были проведены наблюдения за ходом устьичных движений. Как показали данные двух лет, все исследуемые растения по степени открытия устьиц в течение вегетации можно разделить следующим образом: у *Sibbaldia tetrandra*, *Potentilla pamiroalaica* и *Oxygraphis glacialis* устьица бо́льшую часть времени открыты широко; среднюю степень открытия устьиц на протяжении всего периода вегетации имеют *Tanacetum xylorrhizum*, *Waldheimia tridactylites*, *Leontopodium ochroleucum* и *Primula moorkroftiana*; у таких же видов, как *Rhodiola pamiroalaica*, *Carex pseudofoetida*, *Colpodium leucolepis* и *Calamagrostis anthoxanthoides*, устьица бо́льшую часть времени открыты средне или слабо, а иногда бывают совсем закрыты.

Особенно ясно выраженной связи между потерей воды на транспирацию и степенью открытия устьиц у большинства исследуемых растений не наблюдалось, исключение составляли *Oxygraphis glacialis* и *Rhodiola pamiroalaica*, у которых в течение вегетационного периода 1958 г. эта связь была четко выражена, и особенно *Carex pseudofoetida* и *Colpodium leucolepis*, у которых движения устьичных щелей могут, по-видимому, играть регулирующую роль в потерях воды растениями.

Таким образом, можно сказать, что для подавляющего большинства исследованных растений роль главного регулятора в потерях воды на транспирацию принадлежит корневым системам.

В заключение отметим, что растения верхней части альпийского пояса бо́льшую часть года развиваются в крайне суровых условиях существования, при низких температурах воздуха и почвы, малом количестве выпадающих осадков, в условиях высокой солнечной инсоляции и довольно большой сухости воздуха. Изучение транспирации альпийских растений позволяет сказать между тем, что эти условия обитания достаточно благоприятны для их водного режима.

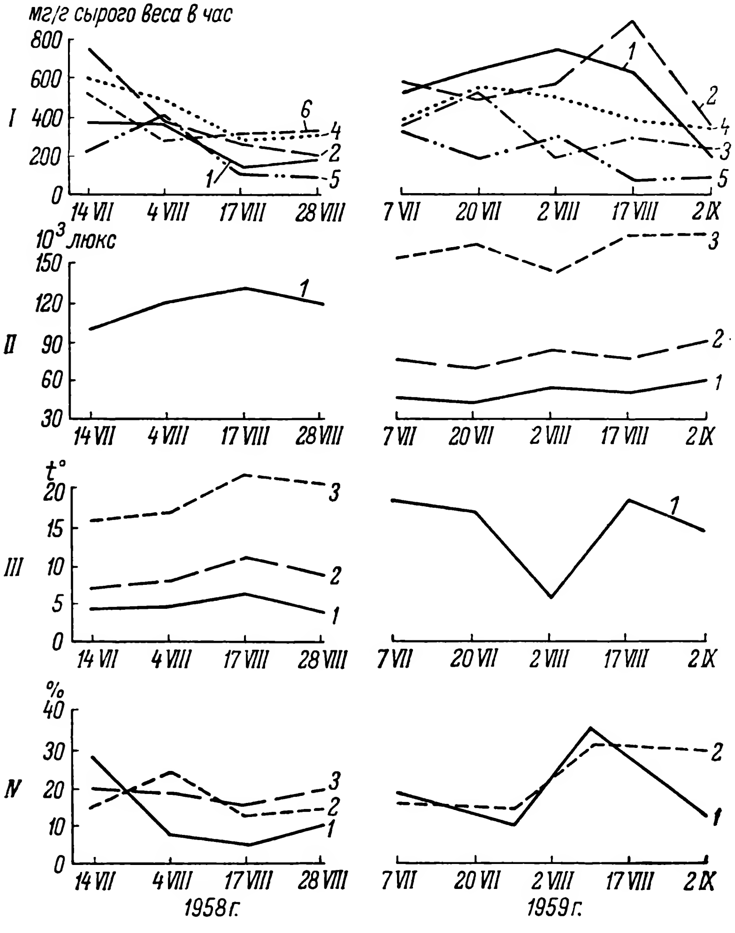


Рис. 2. Сезонные изменения интенсивости транспирации некоторых видов альпийских растений на Памире.

I — интенсивность транспирации: 1 — *Leontopodium ochroleucum*, 2 — *Oxygraphis glacialis*, 3 — *Calamagrostis anthoxanthoides*, 4 — *Carex pseudofoetida*, 5 — *Rhodiola pamiroalaica*, 6 — *Colpodium leucolepis*. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Интенсивность транспирации растений альпийского пояса находится в тесной зависимости от изменений влажности почвы. Наиболее высока интенсивность транспирации и резки ее колебания у альпийских растений, произрастающих на более прогреваемых и сухих почвах. Несколько понижена интенсивность транспирации у луговых растений, что, очевидно, связано с обитанием на более холодных почвах, в условиях затрудненного водоснабжения.

Наименьшие величины колебаний и плавный характер кривых сезонного хода транспирации имеют суккуленты.

Пользуюсь случаем выразить благодарность В. М. Свешниковой за ценные указания при выполнении данной работы.

Литература

Баранов И. Г. и С. И. Клунников. (1934). Материалы по геологии и геоморфологии Памира. Тр. Тадж.-Памирск. экспед. АН СССР 1932 г., 54. — Бейдеман И. Н. (1947). Сезонный ход интенсивности транспирации некоторых растений в условиях полупустынного климата Северной Магуни. ДАН Азерб. ССР, 7. — Бейдеман И. Н. (1949). Роль растительного покрова в водно-солевом режиме почв. Почвовед., 7. — Бейдеман И. Н. (1960). Ритм сезонного хода интенсивности транспирации растений при разных типах водного режима почв в различных климатических условиях. Бот. журн., 8. — Дорошенко А. В. (1926). Влияние горного климата на растения. — Кишковский Т. Н. (1950). Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на Восточном Памире. Бот. журн., 6. — Кишковский Т. Н. и З. Т. Артюшенко. (1951). К биологии высокогорных растений Памира. Бот. журн., 5. — Клунников С. И. (1936). Геоморфологическая характеристика Памира. — Кохановская Л. (1925). Исследования над транспирацией растений в условиях субальпийской зоны. Журн. Русск. бот. общ., 3—4. — Свешникова В. М. (1959). О водном режиме почв и растений высокогорных лугов. Изв. АН Тадж. ССР, отдел. биолог., 1. — Станюкович К. В. (1949). Растительный покров Восточного Памира. — Berger-Landefeldt U. (1936). Der Wasserhaushalt der Alpenflanzen. Biblioth. Botan., 29. — Hirsch G. (1957). Zur Klimatologia und Transpiration an Vegetationsgrenzen. Beiträge Biolog. Pflanz., 33, 3. — Pisek A. u. E. Cartellieri. (1932). Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen, I u. II. Jahrb. wiss. Botan., 75. — Pisek A. u. E. Cartellieri. (1934). Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes des Pflanzen. III. Alpine Zwergströucher. Jahrb. wiss. Botan., 79.

Памирская
биологическая станция.

(Получено 8 I 1962).

Е. С. Лескова

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛАСТОВНЯ ЛЕКАРСТВЕННОГО

С 1 рисунком

Ластовень лекарственный *Antitoxicum officinale* (Moench) Pobed. — многолетнее травянистое растение 50—120 см высоты из семейства ластовневых. Листья яйцевидно-ланцетные, 6—10 см длины, 3—5 см ширины. Цветки белые, 8—10 мм в диаметре, собранные в малоцветковые пазушные зонтички по 1—2 зонтика на цветоносе. Растет по берегам моря, в прибрежной полосе, в кустарниках, по берегам рек, по опушкам лесов и в лесах. Распространен почти по всей европейской части СССР, за исключением юга.

Ластовень лекарственный издавна применялся в народной медицине под названием корень ластовичный, стручечник, чертова борода, чертово зелье (Целебные силы природы, 1871 г.), лускач, ластовень, горлачник (Дерикер, 1866 г.), папашенец, ранник, рассадник, скалозуб, дягило (Гринцевич, 1933 г.), dug-mo-nung (индо-тибетская медицина). Свежие корни этого растения использовались как рвотное, все растение — в качестве мочегонного средства (Целебные силы природы, 1871 г.). Имеются указания об использовании цветков при поносах (Семичов Б. В., 1958 г.). Вместе с аирным корнем в виде декокта применялся при грыже (Дерикер, 1866 г.). Как наружное средство находил применение при затвердении желез, грудных опухолях и нечистых язвах (Целебные силы природы, 1871 г.).

Химическое исследование этого растения показало наличие в нем глюкозида винцетоксина, содержащегося главным образом в корнях. Содержание его достигает 0.3—0.4% (на сырой материал) (R. N. Chopra, S. L. Nayar, I. C. Chopra, 1956). Фармакологическое исследование глюкозида показало, что он оказывает тормозящее действие на центральную нервную систему и стимулирующее действие — на изолированную кишку и матку (крыса, кролик, морская свинка, собака), которое постепенно сменяется торможением; вызывает блок на изолированном сердце лягушки; не дает типичной для глюкозидов группы наперстянки остановки сердца (R. Zadina, Lj. Kraus, 1954). Следует также отметить, что глюкозид высоко токсичен и вызывает гемолиз (Chopra и др., 1956 г.).

Представленные нами фармакологические наблюдения по ластовню лекарственному, конечно, недостаточны и требуются дальнейшие исследования этого растения.

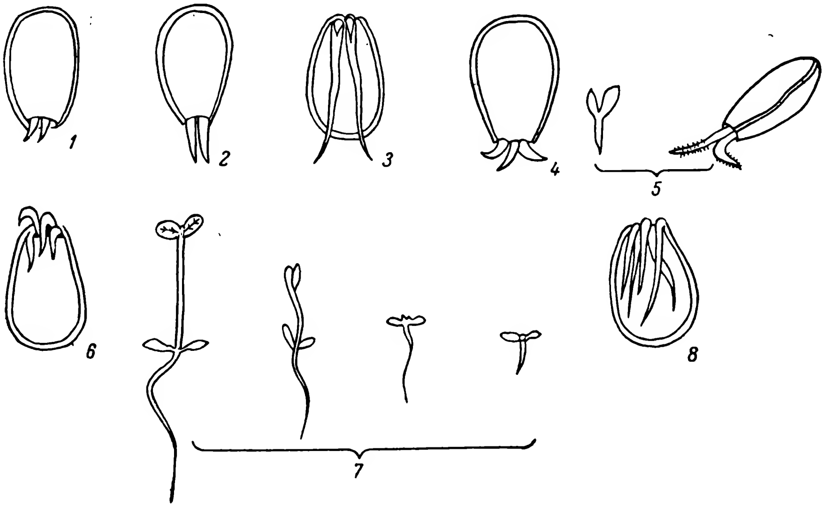
В Ботаническом саду лекарственных растений (ВИЛАР, Москва) ластовень выращивается с 1956 г. За этот период изучены способы размножения, особенности биологии прорастания семян и продуктивность его. Наши наблюдения показали, что ластовень может хорошо размножаться семенами и делением корневища с корнем. Семена ластовня бурые, продолговатояйцевидные, плоско сплюснутые, гладкие, узко-пленчато окаймлен-

ТАБЛИЦА 1

Варианты опыта	Год урожая	Год проращивания	Температура	Длительность прорастания	Энергия прорастания	Всхожесть (в %)	Примечание
Без стратификации.	1958 г.	1959 г.	25—30°	11	—	20	
			15—20°	11	9	22	
			10°	29	19	26	
Стратификация одномесячная.	1959 г.	1960 г.	25—30°	141	—	15	Прорастание растянутое.
			15—20°	141	—	21	
			10°	141	—	45	
Стратификация трехмесячная.	1959 г.	1960 г.	25—30°	21	3	87	Прорастание идет в первые 7 дней.
			15—20°	21	6	85	
			10°	21	5	57	

ные, почти цельнокрайние. Размеры семян: длина 3.9 (5.6), ширина 3.0 (2.7) мм. Вес 1000 штук крупной фракции 5.28 г, мелкой 3.68 г (в среднем 4.48 г).

Изучение биологических особенностей прорастания семян было проведено с применением стратификации и без таковой при различных температурах. Полученные результаты приведены в табл. 1. Анализируя их, следует отметить, что максимальная всхожесть получена у варианта с применением стратификации в течение 3 месяцев: всхожесть составила 57—87%. Основная масса семян в этом варианте прорастала в первые 7 дней. Температурный оптимум лежит в пределах 15—20°, 25—30°, но в вариантах без стратификации оптимальной температурой является 10°. Это объясняется, по-видимому, тем, что пониженные температуры, так же как и прием стратификации, в какой-то степени благоприятно действуют на физиологические особенности прорастания.



Прорастание семян ластовня лекарственного *Antitoxicum officinale* (Moench) Pobed.

1—3 — двухзародышевые семена; *4* — трехзародышевое семя; *5* — трехзародышевое семя с одним из высвободившихся проростков; *6* — четырехзародышевое семя; *7* — проростки из четырехзародышевых семян; *8* — пятизародышевое семя.

При наблюдении за прорастанием семян отмечена еще одна биологическая особенность: семена ластовня лекарственного являются многозародышевыми. Зародышей в каждом семени — от 1 до 5. Каждый из зародышей имеет нормально развитый корешок, семядольные листочки и зародышевую почку, но по размерам они различны (см. рисунок). Обычно первые прорастающие зародыши имеют бо́льшие размеры и растут в дальнейшем интенсивнее при высаживании их в ящики в теплице. Последующие наблюдения за такими неравномерно развитыми зародышами показывают сглаживание различий, и растения развиваются почти равномерно. Интересно проследить происхождение многозародышевости семян, а также выяснить, все ли виды этого рода имеют многозародышевые семена.

ТАБЛИЦА 2

Фенофазы ластовня лекарственного

Фазы	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1960 г.
Весеннее отрастание	5 VI	2 V	4 V	25 IV	18 IV
Начало бутонизации	11 VI	13 V	4 VI	25 V	4 VI
Начало цветения	25 VI	25 V	24 VI	26 VI	20 VI
Массовое цветение	28 VI	3 VII	1 VII	6 VII	28 VI
Начало созревания семян	15 IX	11 VII	15 VIII	17 VIII	30 VII
Массовое созревание семян	20 IX	3 X	5 IX	17 IX	1 X
Конец вегетации	С наступлением заморозков.				

ТАБЛИЦА 3

Динамика роста и развития ластовня лекарственного по наблюдениям 1960 г.

Возраст растений	Фазы роста и развития	Дата измерения	1) Высота и 2) диаметр стебля (в см)
Однолетние сеянцы	2 пары настоящих листьев	21 IV	1) 2.26, 2) 1.67
	10 пар настоящих листьев	19 IX	1) 6.6, 2) 4.15
Многолетние растения:			
а) отдельные растения	Начало цветения	1 VI	1) 14.9, 2) 6.73
б) целый куст	То же	1 VI	1) 17.1, 2) 14.2
в) целый куст	Массовое цветение	25 VI	1) 53.0, 2) 36.5

Наблюдения за ростом и развитием ластовня лекарственного в условиях открытого грунта были проведены нами в Ботаническом саду лекарственных растений ВИЛАР (под Москвой). Посадка растений произведена 25 V 1956 корневищами, собранными в парке села Березоточа (Лубенский район Полтавской области). Приживаемость растений хорошая. Сроки прохождения отдельных фаз, наблюдавшиеся в 1956—1960 гг., приводятся в табл. 2.

Из этой таблицы видно, что бутонизация у ластовня наблюдается в период второй декады мая—начала июня, цветение в конце июня—начале июля. Массовое созревание семян происходит в период с 15 IX до начала октября. В зависимости от метеорологических условий наблюдается некоторое отклонение в прохождении фаз в сторону ускорения или замедления календарных сроков.

Изучение динамики роста и развития было проведено на сеянцах 1-го года и на многолетних растениях. С этой целью измерялись высота и диаметр у 10 растений в двух повторностях (по 10 растений в каждой повторности) в различные фазы. Результаты измерений приведены в табл. 3.

Просматривая результаты измерений, следует отметить, что в 1-й год жизни растения к концу вегетации достигли высоты 6.6 см. Сумма длины листочков, составляющая диаметр растения, была небольшой и к концу вегетации достигла всего 4.15 см. Многолетние растения имели высоту 53.0 см, диаметр куста 36.5 см.

ТАБЛИЦА 4

Урожай надземной массы, корневищ и корней трех многолетних растений ластовня лекарственного (в г)

Надземная масса		Корневища и корни	
сырой вес	воздушно-сухой вес	сырой вес	воздушно-сухой вес
183	68	133	43
126	40	125	45
87	28	76	26
Средний вес			
132	45.3	111.3	38

Учет продуктивности растений был произведен на многолетних растениях в фазу цветения. Результаты представлены в табл. 4.

Как видно из этой таблицы, с одного растения можно получить в среднем 132 г сырой надземной массы, или 45.3 г воздушно-сухой, по корневищам и корням соответственно 111.3 и 38 г.

Качественная оценка сырья, собранного в Ботаническом саду, была произведена в аналитической лаборатории ВИЛАР (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Химическая оценка вегетативных органов, корневищ и корней ластовня

Происхождение	Фаза	Дата сбора	Исследуемые органы	Группы химических соединений		
				алкалоиды	гликозиды	кумарины
Лубны, Полтавской области, Ботанический сад ВИЛАР.	Цветение.	25 VI	Надземная часть.	Следы.	Положительная реакция	Следы.
			Корни.	Наличие.		Положительная реакция.

Приведенная качественная химическая оценка ластовня лекарственного представляет несомненный интерес для дальнейших химических исследований.

В заключение еще раз отметим, что ластовень лекарственный интересное растение в фармакологическом и химическом отношении; его можно размножать и семенным и вегетативным путем, причем возможен посев сухими семенами, но прием стратификации в течение 3 месяцев значительно увеличивает всхожесть. Растение неприхотливо и легко поддается культуре.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных
и ароматических растений,
Москва.

(Получено 25 VII 1961).

А. Ф. Кучинский

ИССЛЕДОВАНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ У БАРХАТА АМУРСКОГО В СМЕШАННЫХ И ЧИСТЫХ КУЛЬТУРАХ

При изучении культур бархата амурского в Ленинском лесничестве Гомельского лесхоза (БССР) были произведены раскопки корней на 9 пробных площадях: 1) в смешанных 17-летних культурах бархата амурского с орехом маньчжурским и ильмом на площади 0.5 га, (траншеи 1—3) 2) в густых 6-летнего возраста чистых культурах бархата на площади 0.75 га (траншеи 4—6) и 3) в густых 8-летнего возраста чистых культурах бархата на площади 1.20 га (траншеи 7—9).

Климатические условия лесничества характеризуется следующими данными; средняя месячная температура за январь —7.20°, за июль +13.3°, средняя годовая температура +5.6°; среднегодовое количество осадков 641 мм; продолжительность вегетационного периода 190 дней.

При исследовании корневых систем применялся метод проф. А. И. Ахромейко, состоящий в весовом учете различных фракций корней по горизонтам почвы. Для этого закладывались траншеи, глубина которых соответствовала глубине проникновения корней, а ширина и длина зависела от расстояния деревьев друг от друга в рядовых культурах.

В вырытых траншеях по 10-сантиметровым слоям извлекалась почва, от которой, путем просеивания через сито отделялись корни. Отобранные корни после отмывания распределялись по породам, а в пределах пород на четыре фракции: толщиной в 1 мм и тоньше (физиологически-активные корни), от 1 до 3 мм, от 3 до 5 мм и свыше 5 мм. Вес корней в абсолютно сухом состоянии определяли по каждому горизонту отдельно, а в пределах горизонта — по фракциям.

Одновременно в траншеях, после того как была извлечена почва на глубину проникновения корней, производилась зарисовка корневых систем по траншейному методу Уивера, дающему возможность учесть глубину проникновения корней в почву и характер ветвления их на разных глубинах.

На площадках, где закладывались траншеи, замерялись диаметры и высоты всех выкопанных деревьев бархата амурского, с которых затем обрывалась и взвешивалась вся листва.

1. Смешанные культуры 17-летнего возраста

В густых, смешанных с орехом маньчжурским и ильмом, культурах 17-летнего возраста (кв. 149), в типе леса дубняк грабово-снытевый были заложены траншеи 1, 2 и 3. Насаждение представляет собой густые культуры (1 м×0.5 м) бархата амурского (со средними: высотой 7.5 м, диаметром 5.9 см, годичным приростом по высоте 0.44 м и диаметру 0.35 см) с орехом маньчжурским (со средними: высотой 8 м, диаметром 6.5 см, приростом по высоте 0.5 м и диаметру 0.45 см) и ильмом (со средними: высотой 6.0 м, диаметром 5 см, приростом по высоте 0.3 м и диаметру 0.28 см), по схеме: ряд ильмовых, ряд бархата амурского и ряд ореха маньчжурского; в рядах смешения пород нет. Покров мертвый с наслоением перегнойной листвы. Почва — слабо оподзоленная супесь, подостланная суглинком.

Средние данные весового учета корней в траншеях 1, 2 и 3 приводятся в табл. 1 и 2.

Корни бархата амурского в густой культуре, как это видно из табл. 1, в основном сосредоточены в горизонте A_1 (0—30 см), где они составляют 89.7% от общего веса корней.

По мере углубления в почву количество корней резко падает и составляет в горизонте A_2 (30—60 см) 9%, а в горизотне B корни встречаются лишь изредка, составляя только 1.3% от общего веса.

Иная картина наблюдается у ореха маньчжурского и ильма, у которых в горизонте A_1 (0—30 см) сосредоточено: у ореха маньчжурского 47.8%, у ильма 19.7% от общего веса корней. По мере углубления в почву содержание корней у ореха маньчжурского увеличивается в горизонте A_2 (30—60 см), составляя 51.9%, а у ильма это увеличение еще более резко выражено и достигает 75.9% от общего веса корней. В горизонте же B (60—80 см) корни у ореха маньчжурского проникают в незначительном количестве (0.3 %) и лишь в несколько большем у ильма (4.4%).

Корни диаметром 1 мм и тоньше (физиологически-активные) у бархата амурского, ореха маньчжурского и ильма в густой культуре, как это видно из табл. 2, в значительной мере сосредоточены в верхнем 30-сантиметровом слое почвы, причем у бархата амурского и ореха маньчжурского здесь находится до 50%, а у ильма только 24% от веса всех корней. В подзолистом горизонте количество физиологически-активных корней бархата уменьшается до 38%, у ореха же оно доходит до 51%, а у ильма достигает 60%.

Известно, что интенсивность питания дерева определяется степенью развития его ассимиляционного аппарата, т. е. листовой массы. Результаты учета листовой массы в этой культуре бархата показали, что в среднем на одно дерево приходится 120 г абсолютно-сухих листьев. Учет листовой массы был сделан для 12 деревьев бархата амурского, имевших среднюю высоту 7.5—8.0 м и диаметром 5.9—6.1 см·

2. Чистые культуры 6-летнего возраста

Траншеи 4, 5 и 6 заложены в густой 6-летнего возраста чистой культуре бархата амурского (кв. 149) со средней высотой

ТАБЛИЦА 1

Вес абсолютно-сухих корней бархата амурского, ореха маньчжурского и ильма по фракциям в 1 м³ почвы в густой культуре бархата амурского 17-летнего возраста (в г)

Почвенные горизонты	Глубина залегания горизонта	Фракции корней														
		до 1 мм и тоньше			от 1 до 3 мм			от 3 до 5 мм			свыше 5 мм			общий вес фракций всех корней		
		бархат	орех	ильм	бархат	орех	ильм-	бархат	орех	ильм	бархат	орех	ильм	бархат	орех	ильм
A_1	0—30 см	10.51	65.67	12.57	39.48	75.67	9.71	29.95	44.29	15.36	808.36	7.45	25.45	888.30 (89.7%)	193.08 (47.8%)	63.09 (19.7%)
A_2	30—60 »	11.00	89.89	15.68	23.17	58.12	40.55	15.35	35.48	57.53	33.59	25.81	130.71	88.11 (9.0%)	210.30 (51.9%)	244.47 (75.9%)
B	60—80 »	3.57	1.21	9.19	8.35	—	5.66	1.06	—	—	—	—	—	12.98 (1.3%)	1.21 (0.3%)	14.85 (4.4%)
Итого		25.08	156.77	37.44	76.01	133.79	55.92	46.36	79.77	72.89	841.95	34.26	156.16	989.39 (100.0%)	404.59 (100.0%)	322.4 (100.0%)

ТАБЛИЦА 2

Вес корней диаметром 1 мм и тоньше бархата амурского, ореха маньчжурского и ильма в 1 м^3 почвы в густой культуре (основная корневая система бархата амурского в 17-м летнем возрасте)

Глубина выемки корней	Горизонты	Вес абсолютно-сухих корней 1 мм и тоньше (в г)			Количество корней в 1 мм и тоньше (в % от общего количества)		
		бархат	орех	ильм	бархат	орех	ильм
0—10 см	A_1	10.2	36.06	9.31	50.0	48.6	23.9
11—20 »		25.40	91.12	9.78			
21—30 »		14.38	14.16	3.19			
31—40 »	A_2	14.02	103.51	28.32	38.1	50.9	60.2
41—50 »		16.06	30.25	19.98			
51—60 »		9.09	14.25	8.05			
61—70 »	B	8.62	1.21	10.82	11.90	0.5	15.9
71—80 »		3.30	1.21	4.03			
Итого		101.08	290.56	93.36	100.0	100.0	100.0

деревьев 131.7 см, с диаметром у шейки корня 3.2 см и со средним приростом по высоте 15.9 см и по диаметру 0.43 см, при размещении деревьев по схеме 1×1 м. Покров мертвый. Почва дерново-подзолистая, сильно оподзоленная, супесчаная с прослойками связного песка, подстилаемого суглинком.

Средние данные весового учета корней в траншеях 3, 4 и 5 приведены в табл. 3 и 4.

Раскопки корневых систем бархата амурского в густой, чистой 6-летней культуре с размещением деревьев 1×1 м (табл. 3) показали, что бархат здесь развивает исключительно мощную поверхностную корневую систему и корни его в основном сосредоточены в горизонте A_1 (0—25 см), где они составляют 90.3% от общего веса корней; что же касается горизонта A_2—B_1, то содержание корней в нем резко падает и составляет 8.1% от общего веса, а в горизонте B_2—Д корни встречаются только изредка, составляя 1.6% от общего веса.

ТАБЛИЦА 3

Вес абсолютно-сухих корней бархата амурского по фракциям в 1 м^3 почвы в чистой 6-летней культуре (в г)

Почвенные горизонты	Глубина залегания горизонта	Фракции корней				Общий вес корней всех фракций
		до 1 мм и тоньше	1—3 мм	3—5 мм	свыше 5 мм	
A_1	0—25 см	14.2	40.6	30.5	839.5	924.8 (90.3%)
A_2—B_1	25—60 »	10.0	29.5	14.8	28.5	82.8 (8.1%)
B_2—Д	60—110 »	4.3	7.3	5.3	—	16.9 (1.6%)
Итого		28.5	77.4	50.6	868.0	1024.5 (100%)

Что же касается корней диаметром 1 мм и тоньше (физиологически-активных), то они на 51.9% сосредоточены в верхнем 30-сантиметровом слое почвы, богатом перегнойными веществами; в подзолистом горизонте количество мелких сосущих корней уменьшается до 37.1%, а в горизонте на глубине 60—110 см их количество падает до 11.0%.

3. Чистые культуры 8-летнего возраста

Траншеи 7, 8 и 9 заложены в густой, чистой 8-летней культуре бархата амурского (кв. 153) со средней высотой 170.8 см, диаметром 3.8 см, с размещением деревьев 1×0.5 м. Местопроизрастание — свежая суборь. Покров мертвый, почва дерново-подзолистая, слабо оподзоленная суглинистая.

Средние данные весового учета корней в 7, 8 и 9 траншеях приведены в табл. 5 и 6.

Раскопками корневых систем бархата в густых, чистых 8-летних культурах с размещением 1×0.5 м установлена, как видно из табл. 5 и 6, полная аналогия с размещением корней по горизонтам в густой, чистой культуре 6-летнего возраста.

Корневая система бархата амурского отличается своеобразным строением: это мощная, поверхностная, сильно разветвленная корневая система, центральный корень мало развит, идет на глубину не более 10—15 см, а дальше разветвляется на более мелкие тяжи, переходящие в мелкие мочковатые корешки, которые в лучшем случае доходят лишь до поверхности подзолистого горизонта, не углубляясь в него.

ТАБЛИЦА 4

Вес корней бархата амурского диаметром 1 мм и тоньше в 1 $м^3$ почвы в чистой 6-летней культуре

Горизонт	Глубина выемки корней	Вес абсолютно-сухих корней 1 мм и тоньше (в г)	Количество корней 1 мм и тоньше (в % от общего количества)
A_1	0—10 см	11.7	51.9
	11—20 »	26.3	
	21—30 »	16.8	
$A_2—B_1$	31—40 »	15.32	37.1
	41—50 »	16.04	
	51—60 »	8.14	
$B_2—Д$	61—70 »	5.02	11.0
	71—80 »	3.1	
	81—90 »	2.12	
	91—100 »	1.00	
	101—110 »	0.36	
Итого		105.90	100.0

ТАБЛИЦА 6

Вес корней бархата амурского диаметром 1 мм и тоньше в 1 $м^3$ почвы в чистой 8-летней культуре

Горизонты	Глубина выемки корней	Вес абсолютно-сухих корней 1 мм и тоньше (в г)	Количество корней 1 мм и тоньше (в % от общего количества)
A_1	0—10 см	22.46	58.3
	11—20 »	43.36	
A_2	21—30 »	16.27	36.0
	31—40 »	14.98	
	41—50 »	3.31	
$A_2—B_1$	51—60 »	3.20	5.70
	61—70 »	2.0	
	71—80 »	1.11	
Итого		106.79	100.0

При таком построении корневой системы бархат амурский использует верхние слои почвы, богатые питательными веществами, а в засушливый период корни, идущие вглубь, обеспечивают его влагой, а также позволяют ему использовать больший объем почвы.

ТАБЛИЦА 5

Вес абсолютно-сухих корней бархата амурского по фракциям в 1 $м^3$ почвы в чистой 8-летней культуре (в г)

Почвенные горизонты	Глубина залегания	Фракции корней				Общий вес корней всех фракций
		до 1 мм и тоньше	1—3 мм	3—5 мм	свыше 5 мм	
A_1	0—15 см	15.21	50.61	32.31	870.36	968.49 (90.5%)
A_2	15—50 »	13.24	27.32	17.22	33.71	91.49 (8.6%)
$A_2—B_1$	50—80 »	2.10	4.31	3.23	—	9.64 (0.9%)
Всего . . .		30.55	82.24	52.76	904.7	1069.62 (100.0%)

Выводы

1. Корни бархата амурского, как в густой культуре 17-летнего возраста в смеси с орехом маньчжурским и ильмом, так и в чистых культурах 6- и 8-летнего возраста, в большей своей массе сосредоточены в верхнем гумусовом горизонте почвы A_1 (0—30 см) и составляют от 89.7 до 90.5% от общего веса корней.

2. Глубина проникновения корней бархата в 6-летней культуре в условиях дерново-подзолистых супесчаных почв 1.3 м; в 8-летней культуре, в условиях дерново-подзолистых суглинистых почв — до 0.8 м.

3. Мелкие корни диаметром от 1 мм и тоньше располагаются в верхнем 30-сантиметровом слое почвы, богатом перегнойными веществами; здесь сосредоточено до 50.1—58.3% от общего количества корней.

4. В густой 17-летней культуре бархата в смеси с орехом маньчжурским и ильмом насыщенность почвы корнями меньше, чем в 6—8-летних чистых культурах. В 1 м^3 почвы густой 17-летней культуры имеется 989 г абсолютно-сухих корней бархата амурского, а в 6—8-летних чистых культурах 1024—1070 г таких же корней.

5. Корневая система бархата амурского отличается сильным развитием боковых поверхностных и проводящих корней. При таком построении корневой системы бархат амурский использует преимущественно верхние слои почвы, богатые питательными веществами.

г. Гомель.

(Получено 27 II 1961).

Н. К. Клапцова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МИЦЕЛИЯ *USTILAGO TRITICI* PERS. — ВОЗБУДИТЕЛЯ ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНИ ПШЕНИЦЫ

С 1 рисунком

При изучении биологии гриба *Ustilago tritici* Pers. мы установили различия в морфологии мицелия этого гриба у различных штаммов. Различия между штаммами стали очевидны при выделении культуры из спор пыльной головни различного географического происхождения.

Образцы спор *U. tritici* в течение двух лет получались нами из разных мест: Белоруссии (Минск), ДВК (Усурийск), Воронежа, Рязани, Горького, Москвы, Ленинграда (г. Пушкин) и один год — из Иркутска.

Для выделения культуры пыльной головни пшеницы из полученных спор использовалась питательная среда из картофельноглюкозного агара, приготовленного на вытяжке из цветущих колосьев пшеницы. Споры, взятые из закрытых колосьев, наносились на косой агар вышеуказанной питательной среды, с добавлением капли жидкости (вытяжки из цветущих колосьев).

Пробирки с посевами помещались в термостат с температурой 22—23°, в полугоризонтальном положении. Развившийся на агаре мицелий пересевался в жидкую питательную среду, т. е. среду того же состава, но без агара (этот метод описан нами в «Ботаническом журнале», № 5 за 1950 г.). Таким образом, мы получили восемь штаммов культуры возбудителя пыльной головни, различного географического происхождения.

Приводим описание их мицелиев.

Наиболее сходными между собой оказались белорусские и дальневосточные штаммы, у них наблюдался одинаково плотный мицелий с толстыми стенками и длинными гифами. Резко отличался от них мицелий воронежских и рязанских штаммов, характеризующихся короткими гифами, распадающимися на мелкую зернистость, что особенно сильно проявлялось у воронежских штаммов, имеющих короткие, извилистые и почкующиеся гифы.

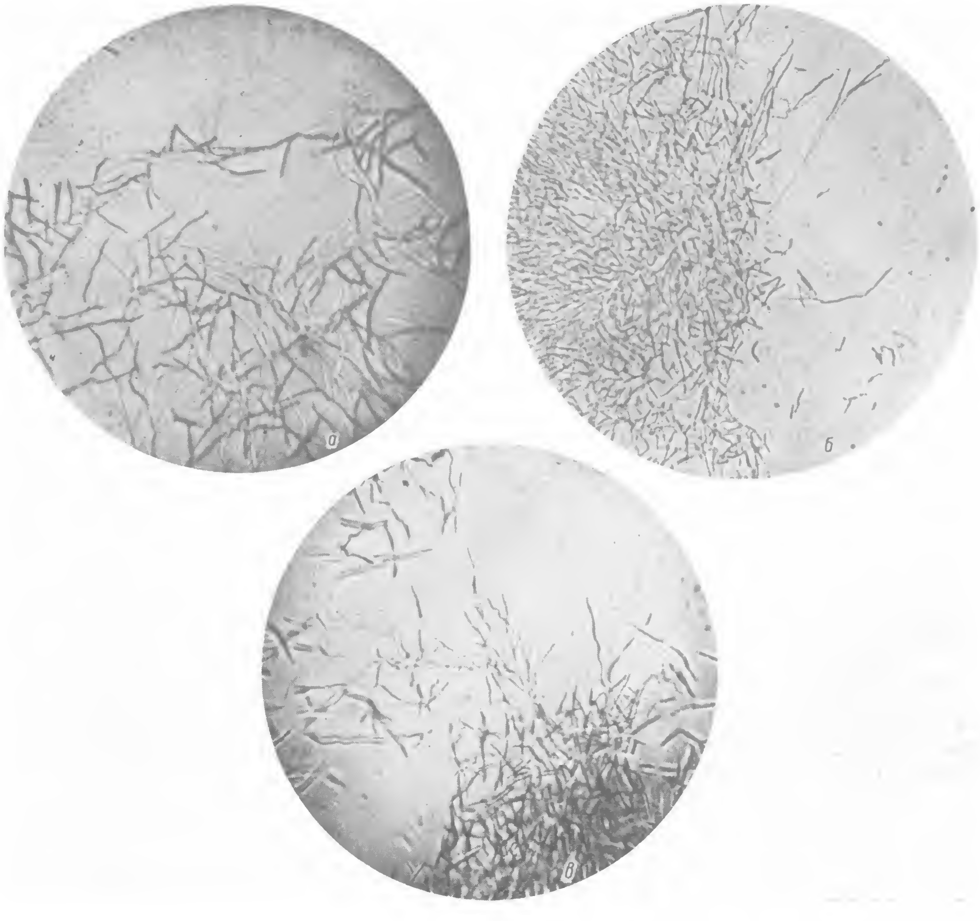
Третий морфологический тип — мицелий иркутских штаммов, которому свойственны округлые утолщения на довольно длинных гифах, напоминающие отпочковывающиеся хламидоспоры. Дальневосточный, воронежский и иркутский штаммы показаны на наших микрофотографиях (см. рисунок).

Штаммы, выделенные из спор, полученных из г. Горького, отличались длинным, прямым, тонким мицелием. Ленинградские штаммы (из г. Пушкина) по характеру мицелия были очень сходны со штаммами, полученными из Белоруссии и г. Горького.

Таким образом, мицелии возбудителя пыльной головни различного географического происхождения были морфологически различными. Для образования таких различий, очевидно, имели значения географические условия, в которых формировались споры гриба. Влияние местных условий сказывалось не только в начальный период роста мицелия на питательной среде, но отражалось и на дальнейшем его развитии. Наши наблюдения за развитием отдельных штаммов наглядно это показали, приводим некоторые наблюдения.

У воронежских и дальневосточных штаммов через два с половиной месяца после посева культуры на жидкую питательную среду мы еще не наблюдали изменений в их морфологии. В мицелии воронежских штаммов было большое количество кристаллической зернистости, у дальневосточных же штаммов мицелий был плотный, с толстыми стенками и длинными гифами.

Через год после посева наблюдались значительные изменения в морфологии этих штаммов: у воронежских штаммов мицелий почти полностью лизировался, а у дальневосточных мицелий стал с зернистостью и частично начал распадаться на зернистость.



Мицелии *Ustilago tritici* Pers. различного географического происхождения.
_а_ — дальневосточный штамм; _б_ — воронежский штамм; _в_ — иркутский штамм.

Последующие наблюдения (через полтора года после посева) над развитием различных штаммов указали на их неодинаковое состояние: в то время как воронежские и рязанские штаммы полностью лизировались, горьковские штаммы лизировались частично, а дальневосточные и ленинградские (пушкинские) имели мицелий с зернистостью.[1]

Из наших наблюдений следует, что в период полного лизиса южных штаммов воронежского и рязанского штаммы дальневосточные и ленинградские (пушкинские) имели мицелий с зернистостью. Они как бы запаздывали в своем развитии по сравнению с южными штаммами, но в дальнейшем достигали такого же состояния, т. е. в них также появлялась зернистость.

Следовательно, морфология мицелия пыльной головни у штаммов различного географического происхождения не есть что-то постоянное, как это кажется на первый взгляд. Морфологическое состояние находится в зависимости от условий среды, необходимых для образования спор.

Приведенные данные указывают на изменение мицелия в кульутре, связанное со временем роста. Условия географической среды отражаются на морфологическом состоянии мицелия, которое мы наблюдаем не только в культуре, но и в зерне.

Резкое различие в морфологии мицелия дальнеовосточных и воронежских штаммов обратило на себя особое внимание. Для этого были использованы семена пшеницы из Приморского края с сильным заражением пыльной головней и семена из Воронежа с небольшим естественным заражением. И те и другие семена исследовались анатомически, т. е. резались на замораживающем микротоме, окрашивались хлопчатобумажной синью.

В срезах зерна пшеницы воронежского и дальневосточного происхождения мы также обнаруживали неодинаковость мицелия. Семена, полученные из Приморского края, были сильно заражены пыльной головней, в срезах из этих семян мицелий был виден хорошо. Особенно были заполнены мицелием межклетники и отдельные клетки зародыша, большое количество мицелия отмечалось также в тканях оболочки зерна. В связи с этим срезы изобиловали синими очагами окрашенного мицелия; мицелий в срезах был очень сходен с мицелием в культуре, полученной из спор дальневосточного происхождения.

В срезах же из воронежских семян, в противоположность дальневосточным, мы наблюдали очень редко встречающиеся окрашенные скопления мицелия. В этих образцах мицелий не был таким мощным, как в дальневосточных семенах, он как бы распадался на отдельные зернистые кусочки. В срезах, которые были несколько толще обычных, в отдельных клетках семян отмечалось сохранение контуров мицелия, слегка окрашенного в голубой цвет. Здесь также отмечалось сходство мицелия в срезах семян с мицелием в воронежской культуре пыльной головни.

Указанная разница в морфологии мицелия пыльной головни в зависимости от различного происхождения пополняет наши представления о возбудителе данного заболевания и может иметь значение при разработке мер борьбы с ним.

Настоящая работа является изложением оригинальных экспериментальных данных по морфологическому изменению мицелия гриба *U. tritici* Pers. — возбудителя пыльной головни пшеницы. Нам не удалось встретить в литературе каких-либо указаний по этому вопросу.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт защиты растений,
Ленинград.

(Получено 8 XII 1961).

Ю. М. Мирошниченко

О МЕСТОПРОИЗРАСТАНИИ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ В МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКЕ

Проводя в июне 1958 г. обследования в Южно-Гобийском аймаке Монгольской Народной Республики, мы проникли в одно из ущелий в хребте Дзун-Сайхан, который является наивысшей восточной оконечностью горной цепи Гобийского Алтая. Это ущелье расположено в 27 км на юго-запад от аймачного (областного) центра Далан Дзадагад. Ущелье, вначале широкое, через 5 км от начала сужается и упирается в небольшой, высотой метров 20, водопад. Продолжение ущелья выше водопада раздваивается в двух направлениях. По их дну текут небольшие ручейки из родников. В тесных отрогах ущелья по днищу растет пышная разнотравно-злаковая луговая растительность, резко отличающаяся ярким зеленым цветом от каменистых сухостепных ковыльных склонов с пятнами можжевельника казацкого.

---

[1] Культура поддерживалась в питательной среде длительное время, в течение полутора лет, путем периодического добавления вытяжки из цветущих колосьев и хранилась в термостате с температурой 22—23°.

По днищу узкого ущелья встретились заросли *Populus laurifolia* Ldb., *Salix xerophila* Floder. На несколько повышенных участках, у основания склонов растут *Betula rezniczencoana* (Litw.) Schischk., *Rosa acicularis* Lindl. Видовые названия этих растений были определены В. И. Грубовым.

По данным исследователей МНР А. А. Юнатова и В. И. Грубова, *Populus laurifolia* Ldb. не был известен ранее в Гобийском Алтае. Раньше он был отмечен на севере и западе МНР, т. е. в районах, расположенных на значительном расстоянии от хребта Дзун-Сайхан.

Salix xerophila Floder. ранее была отмечена повсеместно на севере и западе МНР и в наиближайшем к Далан-Дзадагаду районе — в западной части Гобийского Алтая, в Гурбан-Богдо.

Rosa acicularis Lindl. и *Betula rezniczencoana* (Litw.) Schischk. — виды, уже известные ранее для хребта Гурбан-Сайхан (восточная часть которого называется Дзун-Сайхан).

Высота тополя лавролистного в ущельях 8—10 м, диаметр 5—14 (20) см. Естественное возобновление хорошее, в подросте много побегов одно-трехлетнего возраста семенного и вегетативного происхождения.

Местное население использовало произрастающие в ущелье Дзун-Сайхана тополь лавролистный, иву, березу Резниченко, шиповник иглистый для посадки весной 1958 г. в сквере областного центра Далан-Дзадагад.Саженцы почти ежедневно поливались подводимой из родников водой. Ива, береза и шиповник принялись хорошо, особенно ива.

Stipa inebrians Hanse, ковыль опьяняющий, мы обнаружили в сайрах у подножия горы Хан-Ула, находящейся в 40 км на восток от Дзун-Сайхана, где он был раньше найден А. А. Юнатовым. Хан-Ула представляет собой небольшой и невысокий горный массив, расположенный среди равнины, отделяющей г. Хан-Ула от хребта Гобийского Алтая. Изолированность и значительная опустыненность г. Хан-Ула делают находку ковыля опьяняющего в этом месте интересным явлением. В других горных массивах, расположенных еще северо-восточнее (хр. Цогту-Цецей), восточнее (хр. Хан-Богдо), юго-восточнее (хр. Хурхэ и др.) от хр. Дзун-Сайхан и еще более опустыненных, чем г. Хан-Ула, мы не нашли ковыля опьяняющего, несмотря на тщательные поиски.

При пересечении песчаного массива между сомонами Ноян и Северей в Гобийском Алтае был найден *Elymus giganteus* Vahl., произрастающий рассеянно (0.2% при общем проективном покрытии травостоя 3%) среди редкостойной заросли песчаницы опушенной *Psammochloa villosa* (Trin.) Bor. Ранее местонахождения колосняка гигантского были известны в других природных районах МНР, расположенных северо-западнее и северо-восточнее Гобийского Алтая.

Литература

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры МНР. Тр. Монгольск. комисс., 67. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс., 56.

Водохозяйственная экспедиция
Министерства сельского хозяйства СССР,
Москва.

(Получено 20 XII 1961).

Л. М. Зауер

НОВЫЕ НАХОДКИ *VAUCHERIA* В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

С 3 рисунками

О встречаемости в СССР видов рода *Vaucheria* имеется очень мало литературных данных. Вследствие этого наши представления о распространении видов *Vaucheria* являются весьма приближенными, а экологическая характеристика многих видов остается неясной.

В этой связи представляет интерес находка *V. aversa* Hassal., *V. geminata* DC. em. Walz и *V. hamata* Walz в августе 1960 г. в Приозерском районе Ленинградской области. Все три вида были встречены в предустьевой части лесного ручья, впадающего в Ладожское озеро.

В одном случае они произрастали в воде близ берега, затененные кронами стоящих у воды деревьев. Вся дерновина была прочно прикреплена к поверхности дна, сложенного крупным песком и гравием, верхней же своей частью она касалась поверхности воды. От удара быстротекущей струи дерновина была защищена довольно крупным камнем. Вода, обтекавшая камень с двух сторон, оставляла непосредственно за ним спокойную зону. В этой зоне частичного затишья нити были переплетены между собой наиболее плотно, и только от границы спокойной зоны из плотного сплетения вывешивались на течение их длинные пучки. В пучках нити были соединены довольно рыхло. Интересно отметить, что нити, вытянутые по течению, не имели органов размножения, которые были обнаружены только на нитях, находившихся в спокойной зоне.

К нитям *Vaucheria* здесь в значительном количестве была примешана *Spirogyra mirabilis* (Hass.) Kützing. Присутствовали также *Oscillatoria irrigua* (Kütz.) Gom. и разнообразные десмидиевые, из которых следует упомянуть: *Desmidium schwartzii* Ag., *Micrasterias rotata* (Grev.) Ralfs, *Closterium moniliferum* (Bory) Ehrenb., *C. dianae* Ehrenb., *C. gracile* Breb., *Xanthidium antilopeum* (Breb.) Kütz., *Euastrum verrucosum* Ehrenb. Единичными экземплярами встречались диатомовые.

В другом случае упомянутые виды *Vaucheria* были найдены в качестве членов сходного по составу сообщества водорослей, но расположенного не в воде, а на прибрежном гравии вне воды под прикрытием ветвей поваленных сухих ив. По ряду признаков можно предположить, что водоросли оказались здесь в результате понижения уровня воды в ручье. В этих условиях вместе с *Vaucheria* были встречены преимущественно нитчатые водоросли, из которых заслуживают быть отмеченными: *Spirogyra mirabilis* (Hass.) Kützing, два других, точно не определимых, вида *Spirogyra*, *Microspora tumidula* Hazen., *Oscillatoria limosa* Ag. Одноклеточных водорослей (десмидиевых, диатомовых) было значительно меньше, чем в первом местообитании.

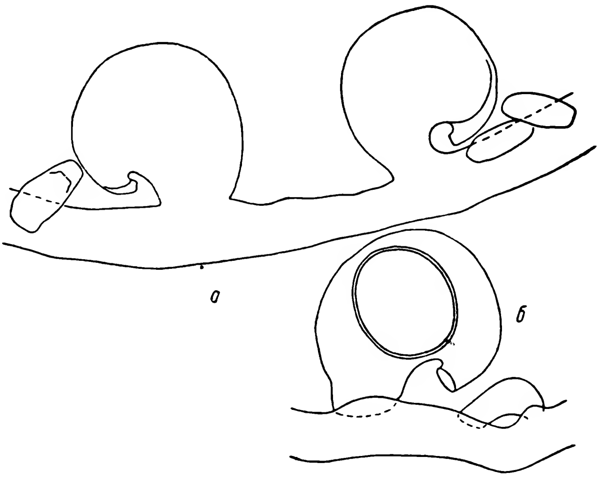


Рис. 1. *V. aversa* Hassal.
Объяснение в тексте.

Один из трех названных видов *Vaucheria*, *V. aversa*, является довольно редким. В пределах Ленинградской области он найден нами впервые, а для Советского Союза в целом он вообще указан только дважды. Так, Хирн (Hirn, 1900) обнаружил его на территории Карелии (Кемь), а Скуя (Skuja, 1931) — на территории Латвийской ССР (о. Моритцхольм на оз. Усма). Как явствует из комментариев этих авторов, они встретили *V. aversa* в сходных местообитаниях, на сырой почве: Хирн — на дне высохшей ямы («in lacuna exsiccata»), Скуя — в лиственном лесу. Просмотр собранного нами материала непосредственно на месте сбора показал, что в сообществе, находившемся вне воды, *V. aversa* была представлена в большем количестве и именно здесь имела много оогониев и антеридиев.

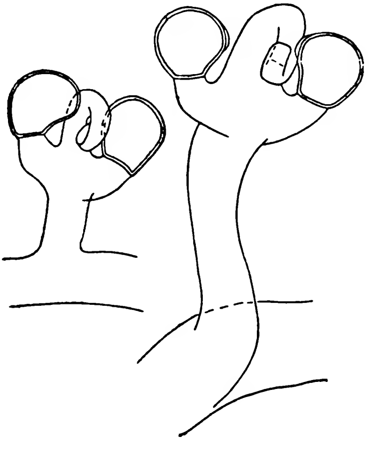


Рис. 2. *V. geminata* D. C. em. Walz.

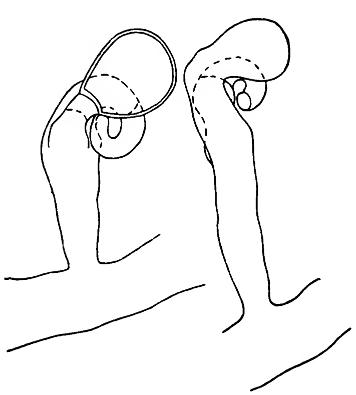


Рис. 3. *V. hamata* Walz.

По своим морфологическим признакам *V. aversa*, как, впрочем, и другие встреченные с ней виды *Vaucheria*, не обнаруживала сколько-нибудь заметных отклонений от нормы. У некоторых экземпляров клювы оогониев были крючкообразно загнуты в направлении тела оогония (рис. 1, *а*). До недавнего времени наличие у оогониев *V. aversa* клювов такого типа не считалось достоверно установленным, на что указывает, например, Геринг (Heering, 1921 : 84). Ооспоры, встреченные в материале, находились в оболочке оогония в «парящем» состоянии (рис. 1, *б*), что является характерным признаком для данного вида.

V. geminata присутствовала в исследованных сообществах примерно в таком же количестве. Это широко распространенный в СССР вид. Экземпляры этой водоросли были вполне типичны, если не считать, что ветви, несущие оогонии и антеридии, были несколько длиннее обычных (рис. 2). Встречались также нити в стадии образования акинет.

Третий вид, обнаруженный в описанных сообществах, — *V. hamata*, тоже довольно широко распространен в СССР, хотя известен далеко не для всех районов нашей страны. В частности, он до настоящего времени не был указан и для Ленинградской области. Однако, говоря о распространении *V. hamata*, необходимо помнить, что этот вид нередко смешивается с другими видами *Vaucheria*, к которым, по-видимому, и следует во многих случаях относить данные о его встречаемости. Чаще всего *V. hamata* смешивается с *V. terrestris* Lyngbye, видом весьма близким по морфологии. Хорошим отличительным признаком последнего вида является то, что антеридий и почти всегда единственный оогоний изогнуты в одной плоскости, в то время как у *V. hamata* оогонии и антеридии изогнуты в разных плоскостях. Именно такое, характерное для *V. hamata* расположение оогониев и антеридиев можно было наблюдать в нашем материале. При этом чаще всего попадались генеративные ветви, имевшие довольно значительную длину и увенчанные одним антеридием и одним оогонием, имевшими заметные ножки (рис. 3). Реже оогониев было два. Оогонии были не вполне зрелые и поэтому отличались от обычно изображаемых на рисунках немного более округлой формой.

V. hamata по сравнению с первыми двумя видами встречалась в исследованных сообществах в значительно меньшем количестве. Быстротекущая вода не является, по-видимому, характерным местообитанием для этого вида. Насколько известно из литературы, ему более свойственно произрастание в стоячих водоемах и на почве. В этой связи нахождение его в ручье заслуживает внимания.

Данные, приведенные в настоящей заметке, следует рассматривать как дополнение к сведениям о биологии и распространении представителей рода *Vaucheria* — водорослей, ботаникам уже давно известных, но изученных еще явно недостаточно.

Литература

Heering W. (1921). *Siphonales* in Pascher's «Süsswasserflora Deutschlands. . .», 7. — Hirn K. E. (1900). Finnländische Vaucheriaceen. Meddel. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 26. — Skuja H. (1931). Die Algenflora der Insel Moritzholm im Usmaitensee. Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, Neue Folge, XIX.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 26 IX 1961).

П. К. Красильников

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ *ASTRAGALUS RETAMOCARPUS* BOISS. ET HOHEN.

С 3 рисунками

Astragalus retamocarpus Boiss. et Hohen. — ценное весеннее кормовое растение горных районов Туркменской ССР. Ему свойственна своеобразная биология и специфика строения и формирования подземных органов, в связи с чем изучение названного вида представляет интерес с практической и теоретической точек зрения.

О корневой системе *A. retamocarpus* имеются только очень краткие сведения в работе В. В. Никитина (1957), поэтому мы считаем целесообразным опубликовать некоторые данные, полученные нами при работе в Туркменской ССР по изучению корневых систем трагакантовых астрагалов.

A. retamocarpus — многолетнее, ксерофильное, горное, стержнекорневое травянистое растение с высокими (50—100 см) прямостоячими простыми стеблями. В пределах Советского Союза оно произрастает на Копет-Даге и в Западном Памиро-Алае на высоте 1000—2000 м над ур. м. в поясе пырейно-типчаковых разнотравных степей, на сравнительно глубоких мелкоземистых почвах по пологим склонам и межгрядовым котловинам. Начало вегетации *A. retamocarpus* приходится на конец марта—начало апреля, конец вегетации — на июнь (Борисова, 1946; Никитин и Васильченко, 1949; Никитин, 1957).

Раскопки подземных органов *A. retamocarpus* производились в Туркменской ССР на Копет-Даге, в окрестностях с. Караул Бахарденского района, на высоте 1650 м над ур. м., на дне небольшой ложбины, имеющей уклон на восток. Преобладающий тип почвы — темные сероземы. Почвенный профиль:

0—5 см. Песочно-серый суглинок рыхлой зернисто-комковатой структуры, перемешанный с почти разложившейся подстилкой. Здесь сконцентрированы корневища *Agropyron trichophorum*.

5—17 см. Песочно-серый суглинок от зернистой до комковатой, непрочной структуры. Густо пронизан корнями травянистых растений.

17—40 см. Очень уплотненный горизонт, состоящий из тяжелого песочно-серого суглинка комковатой структуры. Корни травянистых растений в большом количестве.

40—65 см. Палево-серый более рыхлый комковатый суглинок. Количество корней значительно меньше, чем в предыдущем горизонте.

65—100 см. Светло-бурый рыхлый суглинок, комковато-зернистой структуры, пронизанный корнями злаков и других травянистых растений.

100—140 см. Палево-серый пористый, плотный суглинок с большим количеством белесоватых прожилок. Встречаются крупные корни *A. retamocarpus*.

140—165 см. Очень плотный влажный суглинок. Встречаются тонкие корни. *A. retamocarpus*.

165—180 см. Еще более сцементированный свежий суглинок. Корни растений отсутствуют.

Уровень вскипания 40 см.

Механический состав и влажность почвы на 31 VII показаны в таблице.

Данные этой таблицы объясняют, почему в летний период *A. retamocarpus* прекращает вегетировать. В это время в почвенных горизонтах, где находится основная часть корневой системы, отсутствует влага, доступная для растений, или находится в очень ограниченном количестве.

Механический состав и влажность почвы (на 31 VII 1954)

Горизонты (в см)	Скелет (в %)	Мелкозем (в %)	Влажность от общего веса почвы (в %)	Максимальная влажность (в %)
0—5	14.0	86.0	2.0	7.18
5—17	28.0	72.0	6.62	5.96
17—40	20.0	80.0	8.13	6.62
40—65	25.0	74.2	7.29	5.92
65—100	21.0	79.0	7.74	6.01
100—145	28.3	71.7	9.68	5.44
145—165	23.0	77.0	14.45	5.75
165—180	32.3	67.7	13.12	5.07

В районе исследования *A. retamocarpus* произрастает единичными экземплярами или группами среди пырейно-типчаковой степи с небольшим участием разнотравья. В травяном покрове преобладают: *Agropyron trichophorum* (Link) Richt., *A. intermedium* (Host.) P. B., *Festuca sulcata* Hack., *Onobrychis sintenisii* Bornm., *Euphorbia kopetdaghi* Prokh., *Phlomis cancellata* Bge., *Perovskia abrotanoides* Karel.

В течение летнего периода был раскопан ряд взрослых растений; ниже приводятся данные для наиболее типичного из них.

Высота надземной части 80 см, диаметр 100—110 см, диаметр подземной стеблевой части 16 см, диаметр корневой шейки 8 см, глубина залегания корневой шейки 12 см, глубина корневой системы (основного скелета) 165 см, диаметр всей корневой системы 2×3 м (длина отдельных боковых корней более 2 м) (рис. 1), объем сферы питания корневой системы 9 м^3, вес подземных органов в воздушно-сухом состоянии 2850 г.

В результате проведенных исследований выяснилось, что у *A. retamocarpus* в условиях Копет-Дага формируется стержневая корневая система с конусовидным, сильно одревесневшим стержневым корнем. От стержневого корня на всем его протяжении отходит значительное количество наклонно растущих боковых корней, проникающих в глубь почвы примерно на одну глубину со стержневым корнем (165—200 см). Наиболее поверхностные боковые корни вначале углубляются в почву слабо наклонно, затем, выйдя за пределы проекции надземной части, резко изменяют направление своего роста и круто, под большим углом (круто наклонно) уходят в глубь почвы. Очертание горизонтальной проекции подземных органов *A. retamocarpus* имеет форму круга, вертикальной — колоколообразную или куполообразную.

Благодаря хорошо выраженному явлению геофилии (опускание корневой шейки в глубь почвы до 15 и более см) подземные органы *A. retamocarpus* состоят, помимо корневой системы, из многолетних, сильно разветвленных оснований побегов, отходящих от базальной части стержневого корня. На этих побегах находится большое количество почек: пазушных — на нижних узлах побегов последнего года и спящих — на более старых частях подземных побегов.

Явление геофилии в значительной степени обусловлено закручиванием базальной части стрежневого корня. В результате этого закручивания все боковые корни первого порядка, особенно наиболее поверхностные, располагаются по отношению к главному корню не радиально, а по касательной. Закручивание корня сопровождается диагональной ребристостью коры в верхней части корня (рис. 2). Если смотреть сверху, то ребра коры располагаются по спирали, как правило — по часовой стрелке.

Боковые корни первого порядка вначале ветвятся слабо, затем с глубины 60 см, особенно с 100—120 см, интенсивность ветвления увеличивается, что связано с повышенной влажностью указанных горизонтов почвы в период вегетации *A. retamocarpus*.

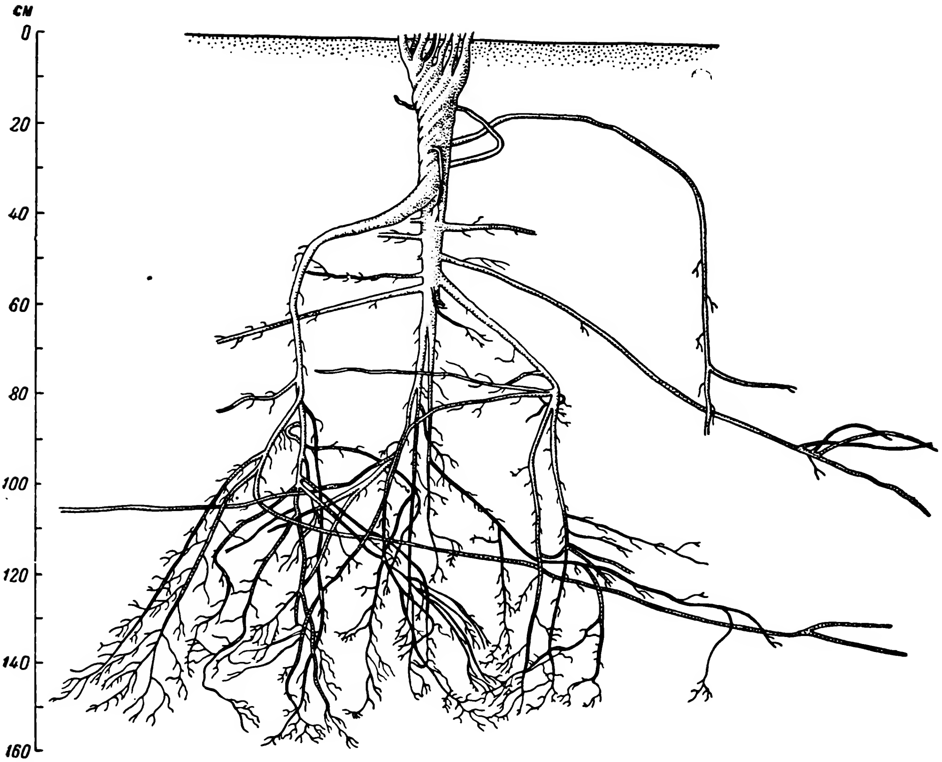


Рис. 1. Корневая система взрослого экземпляра *A. retamocarpus* Boiss. et Hohen.

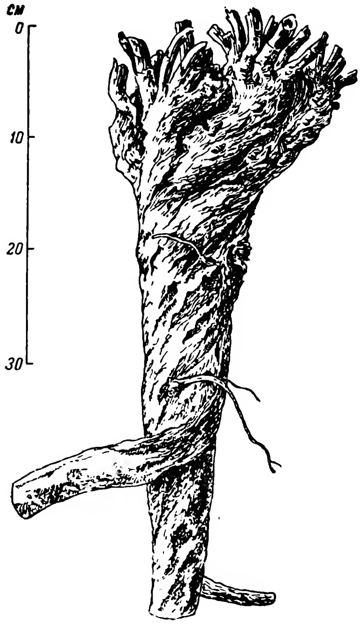


Рис. 2. Базальная часть подземных органов *A. retamocarpus* Boiss. et Hohen.

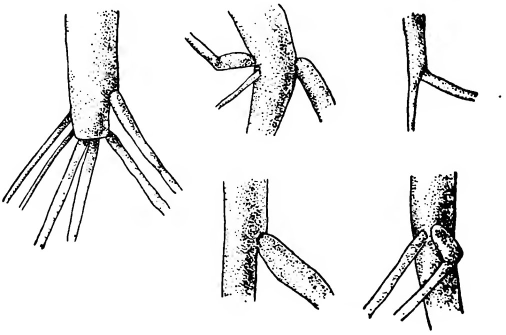


Рис. 3. Тип ветвления тонких проводящих корней *A. retamocarpus* Boiss. et Hohen.

К июлю вся надземная часть *A. retamocarpus* засыхает, одновременно прекращает свою деятельность сосущая часть корневой системы. Тип ветвления корней основного скелета боковой, а для более тонких корней характерно также пучковидное и пальчатое ветвление (рис. 3). Деформирование корней у этого вида астрагалов слабо выражено, по-видимому, в силу того, что *A. retamocarpus* произрастает на рыхлых почвах. Цвет коры стержневого корня в верхних 30—40 см буро-коричневый, с глубиной постепенно светлеет и переходит в светло-коричневый, характерный для всех боковых корней. По всему корню встречаются чечевички бурого цвета.

В итоге можно сказать, что у взрослых экземпляров *A. retamocarpus* формируется стержневая корневая система с сильно ветвящимся стержневым корнем конической формы. У этого растения хорошо выражено явление геофилии, что часто сопровождается закручиванием базальной части стержневого корня. Более тонкие боковые корни отличаются своеобразным пальчатым ветвлением, а корневые окончания — ранним прекращением (к началу лета) своей жизнедеятельности.

Литература

Борисова А. Г. (1946). Подрод *Caprinus* Bge. Флора СССР, XII. — Никитин В. В. (1957). Сорная растительность Туркмении. — Никитин В. В. и И. Т. Васильченко. (1949). Подрод *Caprinus* Bge. Флора Туркмении, IV.

Ботанический институт
им В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VI 1962).

И. И. Бубряк

О МОРОЗОСТОЙКОСТИ КРИПТОМЕРИИ

В Закарпатской области Украинской ССР произрастает более 224 видов и форм растений, завезенных из других стран (Фодор, 1947). Значительная часть их представлена субтропическими древесными и кустарниковыми породами, среди которых особенно ценны: болотный кипарис *Taxodium distichum* Rich, павловния *Paulownia imperialis* Sieb., магнолия *Magnolia* (4 вида), тюльпановое дерево *Liriodendron tulipifera* L., инжир *Ficus carica* L., магония *Mahonia aquifolium* Nats., бересклет японский *Euonymus japonica* L., но ни один из перечисленных видов не пригоден для введения в лесокультуру в условиях Закарпатья.

Новые лесные породы, предлагаемые для испытания в культуре, должны быть устойчивыми к неблагоприятным условиям района, быстрорастущими и иметь ценную древесину. В этом отношении для предгорной зоны Закарпатской области большой интерес представляет криптомерия японская.

Криптомерия *Cryptomeria japonica* Don. — субтропическая, быстрорастущая, теневыносливая порода, имеющая легкую, мягкую и трудно загнивающую древесину. В настоящее время она возделывается далеко за пределами своей родины — Японии. В СССР известна на черноморском побережье субтропического Кавказа и южного берега Крыма (Соколов, 1949). В наших районах субтропических культур криптомерия используется как основная порода защитных лесополос на чайных и цитрусовых плантациях.

В связи с опытным изучением возможности культуры чая, хурмы, инжира и других субтропических растений в Закарпатье впервые в 1950 г. на территории Опорного пункта Всесоюзного научно-исследовательского института чая и субтропических культур (ВНИИЧ и СК, г. Мукачево) и Мукачевского госплодопитомника были высажены саженцы криптомерии японской, выращенные из кавказских семян (г. Махарадзе). С 1951 г. криптомерия растет также в Ботаническом саду Ужгородского госуниверситета, где и велись нами наблюдения за ее морозостойкостью (Бубряк, 1955).

По данным Г. Т. Гутиева (1948), криптомерия японская является влаголюбом с критической температурой в пределах минус 15—20°. М. М. Гочолашвили, Ш. Г. Залдастанишвили и Т. Я. Деметрадзе (1959) указывают, что надземная часть криптомерии полностью отмерзает при 18°.

Результаты наших исследований показывают, что зимостойкость криптомерии японской, выращенной из семян кавказской репродукции в условиях Закарпатья, значительно выше, чем в зоне субтропиков. В течение 10 лет молодые деревья выдержали испытание ряда холодных зим, среди которых наиболее суровой была зима 1953/54 г., когда абсолютный минимум температуры воздуха достиг —28.5° в Ужгороде и —30° в Мукачеве, а слой снега 23.5 см толщины. При таких условиях можно было ожидать полную гибель всех зимовавших без искусственного укрытия растений. Однако этого не наблюдалось. В зимние периоды при значительных понижениях температуры светло-зеленая окраска хвои станет фиолетово-буроватой благодаря увеличению в клетках содержания антоциана. Повреждаются молодые хвоинки, на них образуются пятна вследствие отмерзания тканей листа, или же они погибают и весной опадают.

Обычные для Закарпатья зимы с минимальными температурами 18—20° мороза криптомерия переносит без внешне заметных повреждений.

В настоящее время в Закарпатье насчитывается более 110 одиннадцатилетних криптомерий японских, растущих в групповых (по 3—4) или рядовых посадках. Большинство деревьев достигает 4.5—5.0 м высоты при диаметре основания ствола 11—12 см, имеет густую крону.

Значительная часть деревьев плодоносит уже четвертый год. Цветет криптомерия в феврале или марте. Раскрывание шишек и высыпание семян наступает в ноябре или декабре. Всхожесть свежих семян в годы с благоприятными климатическими условиями высокая (98%). Семена характеризуются очень низкою всхожестью (0.1%) в годы после холодных зим. В Ботаническом саду УжГУ выращены первые саженцы криптомерии японской из семян закарпатской репродукции.

Мы можем сделать следующие выводы из наших наблюдений:

1) криптомерия японская в условиях Закарпатья значительно более высоко морозостойка, чем на Кавказе;

2) ежегодное цветение и плодоношение шестилетних и старше растений указывают на то, что процесс акклиматизации криптомерии протекает успешно и достиг высшей степени;

3) плодоносящие деревья представляют собой ценные маточные растения, на базе которых могут быть начаты работы по испытанию криптомерии в лесокультурах предгорья и частично в низменности Закарпатья.

Литература

Бубряк И. И. (1955). О перезимовке субтропических древесных и кустарниковых пород в Ужгороде. Бюлл. Главн. Бот. сада, 22. — Гочолашвили М. М., Ш. Г. Залдастанишвили, Т. Я. Деметрадзе. (1959). Морозоустойчивость и зимостойкость субтропических древесных пород. Бюлл. Всес. н.-и. инст. чая и субтропич. культ. (ВНИИЧ и СК), 1. — Гутиев Г. Т. (1948). Список видов возделываемых субтропических растений. Бюлл. ВНИИЧ и СК, 1. — Соколов С. Я. (1949). Таксодиевые. Деревья и кустарники СССР, 1. — Фодор С. С. (1947). К вопросу об изучении экзотов Закарпатья. Научн. зап. УжГУ, IV, сер. биол.

Ужгородский
государственный университет.

(Получено 7 VI 1962).

З. Г. Валова

НОВЫЙ РОД И ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР — *ZOYSIA JAPONICA* STEUDEL (сем. *GRAMINEAE*)

Виды рода *Zoysia* свойственны области восточноазиатского муссона, — Индо-Малайской области, Австралии, Новой Зеландии и Маскаренским островам.

Zoysia japonica Steudel распространена в Японии, п-ве Корее и Китае; В. Л. Комаровым (Флора Маньчжурии, т. III, стр. 235) указывается для Кореи, где он ее находил у гребня перевала Пикен-Иен в низовьи р. Чашин-Ган (приток р. Ялу) на сухом открытом склоне.

В гербарии Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР имеются сборы Д. П. Воробьева из КНДР (район Кесона) от 28 июля 1957 г.

Нами этот злак собран 16 июня 1962 г. в фазе цветения на юге Хасанского района Приморского края, на песчаной почве морской террасы у подножия скал Голубиного Утёса. Здесь он весьма обилен (сор. $_{1-2}$), входит в состав разнотравно-келериевой группировки. Приведем список растений, произрастающих в ценозе с *Z. japonica*:

Sp.—сор.: *Koeleria gracilis* — бут., *Gentiana squarrosa* — цв.

Sp.: *Festuca ovina* — бут., *Arundinella anomala* — вег.

Sp.—sol.: *Carex duriuscula* — пл.

Sol.: *Lathyrus maritimus* — цв., вегетируют *Elymus mollis*, *Trifolium lupinaster* ssp. *angustifolium*, *Artemisia manshurica*, *Potentilla chinensis*, *Polygonatum humile*, *Gypsophylla pacifica*, *Dontostemon hispidus*, *Linaria japonica*, *Galium verum* и *Rosa rugosa*.

Z. japonica — корневищный злак с очень характерным, отличающим его от всех других дальневосточных злаков, длинным корневищем с многочисленными короткими 2—3 (5) см междоузлиями; из каждого узла выходит по невысокому, 8—10 (12) см, стеблю с пучком жестких листьев 7—8 (10) см длины и около 3 мм ширины; соцветие узкое, колосовидное, 2—3 см длины и около 3 мм ширины.

Литература

Комаров В. Л. (1949). Избранные сочинения, III : 235, 298. — Makino T. (1940). An Illustrated Flora of Nippon : 831, 2493. — Nakai T. (1952). A synoptical sketch of Korean Flora. Bull. of the National Science Museum, 31 : 41.

(Получено 9 VII 1962)

Ю. К. Дундин

ПОВТОРНАЯ ВЕГЕТАЦИЯ У СПИРЕЙ

Состояние покоя у деревьев и кустарников в сухое время года, столь обычное для некоторых растительных формаций тропиков и субтропиков, представляет большую редкость в умеренном поясе. Нам пришлось наблюдать в течение ряда лет явление подобного рода у двух видов спиреи — зверобоелистной *Spiraea hypericifolia* L. и городчатой *S. crenata* L., биология которых пока еще слабо изучена.

Оба вида обычны для степной полосы европейской части СССР и Зауралья. Это небольшие кустарники высотой до 100—150 см, в северных луговых степях нередко встречающиеся на открытых плато. На юге, в ковыльных и полынно-злаковых степях, они предпочитают сравнительно хорошо увлажненные местообитания — западины, склоны оврагов, опушки байрачных лесов. Оба вида принадлежат к числу наиболее ксерофильных кустарников нашей флоры; особенно это относится к зверобоелистной спирее, являющейся, по-видимому, самым ксерофильным кустарником европейской части СССР.

Проводя в 1952—1959 гг. геоботанические исследования на юге Приволжской возвышенности и на Ергенях, мы обнаружили, что в этом районе, отличающемся очень сухим континентальным климатом (годовое количество осадков составляет здесь 250—300 мм, а возможное испарение достигает 1000 мм), для обоих видов спиреи весьма характерен почти ежегодный переход в состояние летнего покоя, происходящий в самое засушливое время года. Это явление очень закономерно наблюдается у растений, выросших в наиболее сухих местах — на открытых степных участках, на склонах южной экспозиции, главным образом на почвах тяжелого механического состава. В более благоприятной экологической обстановке это явление бывает выражено слабо или вообще не выражено. Чаще оно наблюдается у зверобоелистной спиреи, несколько реже у городчатой.

К середине лета листья на растении буреют, постепенно перестают функционировать и, наконец, полностью отмирают. Сбрасывания листьев, подобного осеннему листопаду, не происходит. Почерневшие, почти обуглившиеся от солнца листья остаются висеть на растении и лишь постепенно под действием ветра и других механических факторов крошатся и опадают. С наступлением дождей, выпадающих обычно в конце лета, когда ветви большей частью уже полностью оголены, растение покрывается новыми листьями, функционирующими 1.5—2 месяца. Верхушечные почки пробуждаются сравнительно редко, в основном происходит пробуждение боковых пазушных почек, из которых развиваются сильно укороченные олиственные побеги. Позднелетние листья примерно вдвое мельче раннелетних. Позднелетний период вегетации сопровождается деятельностью камбия, откладывающего кольцо древесины, подобное раннелетнему, но меньшей мощности. Очень часто позднелетний период вегетации сопровождается вторичным цветением, значительно менее обильным по сравнению с первым. В годы с особыми метеорологическими условиями, когда среди очень жаркого и сухого лета выпадает сильный дождь, за которым следует новая засуха (таким было, например, лето 1954 г.), для отдельных экземпляров городчатой и зверобоелистной спирей в течение лета отмечаются три последовательных периода вегетации, перемежающиеся с короткими периодами покоя. Интересно, что пробуждение почек можно наблюдать уже через несколько часов после обильного увлажнения почвы.

В других районах распространения городчатой и зверобоелистной спирей, в частности на Украине, на Кавказе и в центрально-черноземных областях, описанное явление нам наблюдать не приходилось.

Московский
государственный университет.

(Получено 31 I 1962).

В. И. Матвеев

О ЦВЕТЕНИИ РЯСКИ *LEMNA GIBBA* L.

С 1 рисунком

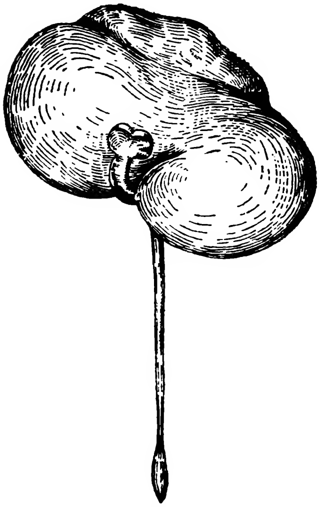
Представители семейства рясковых (*Lemnaceae*) широко распространены в водоемах СССР. Однако даже часто встречающиеся виды рясок — *Lemna minor* L., *L. trisulca* L. и *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. — цветут очень редко (Кауфман, 1860; Ростовцев, 1905; Маевский, 1954, и др.). Сведения же о цветении такого редкого вида, как ряска горбатая *Lemna gibba* L., в литературе крайне скудны. В имеющихся определителях — «Флора средней полосы европейской части СССР»(Маевский, 1954) и «Определитель высших растений европейской части СССР» (Станков и Талиев, 1957) — вообще не говорится о цветении этого растения. Указание о сроках цветения ряски горбатой имеется в работе Ю. В. Рычина «Флора гигрофитов» (1948), но эти сведения самим же автором берутся под сомнение.

Таким образом, наши наблюдения над цветущей *Lemna gibba* L. представляют определенный интерес.

Изучая летом 1962 г. флору водоемов Дергачевского района Саратовской области близ с. Красная Речка, мы обратили внимание на один из степных прудов, поверхность которого вдоль берегов была сплошь затянута ряской горбатой. При ближайшем рассмотрении оказалось, что экземпляры ряски находились в стадии массового цветения (21 июня). Количество цветущих особей доходило до 167 на 100 см^2. Часть цветущих растений находилась на берегу, обильно увлажняемом грунтовыми водами. Одинаково хорошо цвели как мелкие, так и крупные особи, как хорошо развитые, так и чахлые.

«Цветок» *Lemna gibba* L. для невооруженного глаза представлялся в виде заметного желтовато-белого возвышения над выемкой стебля (см. рисунок).

Собранные и помещенные в аквариум растения продолжали цвести до начала августа, после чего количество цветущих рясок начало резко сокращаться и цветение закончилось 12 августа. Наличия завязавшихся плодов мы не обнаружили.



Цветущая *Lemna gibba* L. (при большом увеличении).

Какова же причина, вызвавшая массовое цветение ряски горбатой? По-видимому следует согласиться с выводами С. И. Ростовцева (1905), что цветению рясок способствует сырое и холодное лето. Действительно, лето 1962 г. в Саратовском Заволжье отличалось частыми дождями и пониженными температурами воздуха по сравнению с предыдущими годами.

Литература

Кауфман Н. (1860). Ряски. Вестн. естеств. наук МОИП, 13. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. — Ростовцев С. И. (1905). Биолого-морфологический очерк рясок. — Рычин Ю. В. (1948). Флора гигрофитов. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР.

Саратовский
государственный университет.

(Получено 3 XI 1962).

ТОМ 48 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1963, № 2

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

М. Б. Штернберг

КОРРЕЛЯТИВНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ РОСТА РАСТЕНИЙ

Современная физиология растений начинает переходить от изучения специфических функций отдельных органов растения к исследованию взаимодействия этих органов, к познанию растения как единого целого (Сабинин, 1948; Курсанов, 1960, 1961). Выясняется роль продуктов обмена веществ в осуществлении связи между органами. Примером чрезвычайной сложности и вместе с тем согласованности во взаимодействии отдельных органов в растении может служить явление коррелятивного торможения роста.

Угнетающие влияния верхушечной почки на рост пазушных почек, листа на пазушную почку, одних боковых побегов на другие и на главный, верхушки главного корня на рост боковых корней известны давно; но лишь за последние годы удалось наметить подходы к плодотворному изучению физиологической сущности этих взаимодействий между органами.

Литература, посвященная изучению коррелятивного угнетения роста, огромна, и ее невозможно охватить в одной статье. Мы ограничимся обсуждением наиболее основательно изученного явления доминирования верхушки (apical dominance), т. е. угнетающего действия верхушечной почки на рост пазушных.[1] В ходе изложения мы постараемся показать участие в этом явлении всех вегетативных органов растения и связь явления с основными проблемами физиологии роста растений.

Рассмотрение современного состояния вопроса невозможно без некоторого исторического экскурса, но здесь будут указаны лишь необходимые для дальнейшего изложения исходные факты и гипотезы.[2]

1. История вопроса

Классическими опытами с проростками фасоли, гороха и конских бобов Сноу (Snow, 1925, 1929) показал, что верхушечная почка вызывает угнетение роста пазушных почек. Это влияние исходит от заключенных в верхушечную почку молодых листьев длиной 3—15 мм, и оно может передаваться по растению как в базипетальном, так и в акропетальном направлении. Тиману и Скугу (Thimann, Skoog, 1933; Skoog, Thimann, 1934) в опытах с декапитированными растениями удалось продемонстрировать, что агаровые блоки, содержащие ростовые вещества (ИУК, ауксины *a* и *b*), полностью заменяют верхушечную почку проростков гороха в отношении угнетающего действия на пазушные почки. Аналогичные результаты с применением агаровых блоков, содержащих ИУК, были получены затем в опытах с табаком (Hitchcock, 1935), двумя видами астр (Delisle, 1937), кукурузой (Van Overbeek, 1938), люпином белым (Ferman, 1938) и другими растениями.

Сопоставление этих данных с результатами опытов Сноу дало основание для утверждения, что доминирование верхушки обусловлено угнетающим влиянием на рост пазушных почек ростовых веществ, выделяемых молодыми листьями верхушечной почки.[3]

В ходе дальнейшего изучения действия верхушечной почки на пазушные, проводившегося при использовании различных, порой чрезвычайно тонких и остроумных методов хирургического вмешательства, введения в растения ростовых веществ и определения содержания фитогормонов в отдельных органах растения, были получены противоречивые данные. В связи с этим возникло несколько гипотез о механизме действия ростовых веществ при доминировании верхушки, ни одна из которых не позволяла дать исчерпывающее объяснение всем накопленным фактам.

---

[1] Исчерпывающий обзор литературы, посвященной угнетающему действию кончика корня на развитие боковых корней, дан Либбертом (Libbert, 1956/1957).

[2] Обстоятельные обзоры ранних исследований доминирующего действия верхушечной почки на развитие пазушных приведены в работе Фермана (Ferman, 1938), Тимана (Thimann, 1939), а также в книге Зёдинга (1955).

[3] Поскольку угнетающее действие на пазушные почки оказывает ростовое вещество, вырабатываемое на расстоянии от них — в верхушечной почке, это вещество следует считать гормоном. Единственным известным в настоящее время фитогормоном является индолилуксусная кислота (ИУК), или ауксин. Поэтому в дальнейшем изложении мы будем употреблять для обозначения этого вещества все три термина — гормон, ИУК, ауксин.

Согласно гипотезе прямого действия ауксина, предложенной Тиманом и Скугом (Skoog, Thimann, 1934; Thimann, 1937, 1939), выделяемый верхушечной почкой ауксин угнетает рост пазушных почек, подобно тому как это вещество действует на корни и на стебли. Различна лишь чувствительность органов — наибольшая у корней, наименьшая у стеблей. Почки занимают промежуточное положение и отвечают задержкой роста на воздействие ИУК в концентрации свыше 10^{-7}—10^{-6} M.

Сторонники гипотезы непрямого действия (Laibach, 1933; Snow, 1937) полагали, что угнетающее действие оказывает не сам ауксин, а вызванный им процесс роста стебля или вещества, вырабатываемые в течение этого процесса. По Сноу, ауксин, с одной стороны, стимулирует рост почек, а с другой — вызывает образование в растении ингибитора роста почек. Поскольку ИУК передвигается только базипетально, а ингибитор — в обоих направлениях, в пазушные почки попадает только ингибитор, способный к акропетальному передвижению по растению.

Общим для других теорий было представление о недостатке в пазушных почках тех или иных веществ, стимулирующих их рост. Согласно предложенной Вентом (Went, 1936, 1939) гипотезе отвлечения, верхушечная почка с высоким содержанием ауксина отвлекает от пазушных ток специфических, необходимых для роста почек веществ, образующихся в семядолях и корнях. После декапитации этот ток направляется к новым органам, выделяющим наибольшее количество ауксина — к пазушным почкам. Дальнейшие исследования [1] развивались в плане проверки и подкрепления той или иной гипотезы.

Разрешение принципиальных противоречий между указанными гипотезами невозможно без выяснения следующих основных вопросов:

1) происходит ли в растении акропетальное передвижение ауксина?;

2) существует ли специфический ингибитор роста, образующийся под действием ИУК?;

3) как действует ИУК на почки растений?;

4) каковы факторы, стимулирующие рост пазушных почек, т. е. противодействующие угнетающему влиянию верхушки?

Однако прежде чем перейти к изложению данных, освещающих эти вопросы, попытаемся уточнить, насколько широко среди высших растений распространено доминирование верхушечной почки и насколько общей является причинная связь его с высоким содержанием ИУК в верхушечной почке.

2. Распространенность явления доминирования верхушечной почки

Как указывалось выше, простейший опыт, доказывающий угнетающее действие ИУК верхушечной почки на рост пазушных, состоит в обработке этим веществом поверхности среза декапитированного растения. При использовании ИУК в широком диапазоне концентраций (10^{-2}—10^{-8}) это приводит к подавлению роста пазушных почек, а в некоторых случаях также и к эпинастии боковых побегов (Münch, 1938; Snow, 1945). Лишь Мейнлю и Гуттенбергу (Meinl, Guttenberg, 1954) в опытах с фасолью удалось показать зависимость роста пазушных почек от концентрации ИУК: раствор 5×10^{-3} M действовал угнетающе, 10^{-7} M стимулирующе. Действие ИУК не специфично: она может быть заменена рядом других ростовых веществ, в том числе индолилмасляной, индолилпропионовой, фенилпропионовой, α-нафтилуксусной, 2,4-Д, кумарином (Hitchcock, 1935; Gustaffson, 1941; Leopold, 1949; Meinl, Guttenberg, 1954).

Роль ИУК в доминировании верхушечной почки можно доказать и иным путем — изменяя ее содержание в верхушке растения. Уменьшение содержания ИУК осуществляется несколькими способами: 1) воздействием этиленхлоргидрином (Michener, 1942); 2) обработкой 2,3,5-трийодбензойной кислотой (Snyder, 1949; Kiermayer, 1961 г.), вызывающей снижение содержания ИУК (Audus, Thresh, 1956) и (или) блокирование ее базипетального передвижения (Hay, 1956; Niedergang-Kemien, Skoog, 1956; Zwar, Rijven, 1956; Niedergang-Kamien, Leopold, 1957); 3) облучением верхушки рентгеновыми лучами, блокирующими биосинтез ИУК (Johnson, 1936; Leopold, 1949; Gordon, 1957). Все эти воздействия приводят к ослаблению или полному снятию угнетающего действия верхушечной почки на пазушные.[2]

---

[1] Систематическое изучение явления коррелятивного угнетения проводилось в течение многих лет и проводится до сих пор под руководством Досталя в отделении Чехословацкой Академии наук в Брно, Тимана в Харвардском университете и Скуга в Висконсинском университете (США), Шампаньья в Университете Клермон-Феррана (Франция), Либберта в Гумбольдтовском университете в Берлине (ГДР).

[2] У некоторых растений степень проявления коррелятивного угнетения зависит от длины дня, интенсивности освещения и спектрального состава света (Smith, 1944;

Излюбленный объект изучения доминирования верхушки — проростки бобовых (горох, конские бобы, фасоль, нут), у которых наблюдается четкая зависимость роста пазушных почек от угнетающего действия ИУК, продуцируемой верхушечной почкой. Та же закономерность была установлена для всех других однолетних растений, подвергавшихся исследованию, — как двудольных (подсолнечник, табак, картофель, паслен, батат, лен и др.), так и однодольных (кукуруза, ячмень). Противоречивые данные получены лишь в опытах с дурнишником: одним исследователям удалось заменить действие верхушки введением ИУК в растения (Gordon, 1957), другие получили отрицательные результаты (McIlrath, Bogorad, 1960).

Среди многолетних растений, изученных в значительно меньшей мере, роль ИУК в доминировании верхушки доказана, в частности, для астры и гваюлы. Изучение колеуса не дало однозначных результатов (Münch, 1938; Jacobs, Danielson, Hurst, Adams, 1959).

Наиболее пестрые данные получены в опытах с древесными породами. Между тем именно у этих растений с мощно развитой кроной степень проявления доминирования верхушки в значительной мере определяет их общий габитус — ветвистость и раскидистость.

Как правило, у древесных пород в год роста материнского побега пазушные почки не развиваются. Верхушечная почка этого побега задерживает рост и вызывает эпинастию боковых побегов из пазушных почек, расположенных па прошлогоднем приросте, как это установил Мюнх (Münch, 1938) для сосны веймутовой и ели. Однако наблюдения показывают, что действие верхушечной почки на рост и ориентировку побегов из пазушных почек прошлогоднего прироста ясно выражено только у древесных пород с моноподиальным типом ветвления и почти не проявляется при симподиальном ветвлении (Штернберг, 1952). По нашему мнению, эти различия связаны со значительно более высоким содержанием ауксина в верхушечных почках у моноподиальных пород по сравнению с симподиальными, в чем можно убедиться при рассмотрении данных Циммермана (Zimmermann, 1936), определявшего содержание ростовых веществ у многих видов древесных.

Отсутствие роста пазушных почек в год их заложения на побеге может быть обусловлено различными причинами (Champagnat, 1955; Allary, 1958а, 1958б): угнетающим действием верхушечной почки (черешня, черемуха, бересклет), угнетающим действием выросших листьев (сирень, бузина), глубоким покоем пазушных почек (дуб, граб, рябина). В первых двух случаях предполагается наличие гормонального механизма, хотя изменение содержания ИУК в листе с возрастом не всегда соответствует изменению степени его угнетающего влияния на нижележащие пазушные почки. Однако и в этих случаях, как вообще у большинства древесных и кустарниковых пород, к концу вегетационного периода все большее значение в подавлении роста пазушных почек приобретают физиологические процессы, связанные с наступлением периода покоя (Champagnat, 1962).

К обсуждению условий, при которых наблюдается естественное развитие пазушных почек в год их заложения, и связи явления коррелятивного угнетения с состоянием покоя почек мы вернемся в ходе дальнейшего изложения. Здесь же подчеркнем, что распространение явления доминирования верхушки среди высших растений нуждается в специальном исследовании, поскольку уже установлены значительные различия в степени и механизме его проявления, особенно у древесных пород. Противоречивость данных, полученных разными авторами при изучении одних и тех же объектов, например колеуса и дурнишника, объясняется, по-видимому, индивидуальными особенностями растений, наследственными или связанными с условиями их выращивания. Имея в виду эти сведения, перейдем к рассмотрению данных, приближающих нас к пониманию физиологической сущности явления.

3. Акропетальное передвижение ИУК в растении

Предположение Сноу о наличии специфического ингибитора роста было основано на том, что угнетающее влияние почек передается не только базипетально, но и акропетально, тогда как ауксин передвигается в растении строго базипетально. Акропетальное передвижение фактора, вызывающего угнетение пазушных почек, было бесспорно доказано Сноу (Snow, 1939, 1940) в чрезвычайно тонких и изобретательных опытах с проростками бобовых. Основной эксперимент состоит в том, что у декапитированных проростков гороха с двумя супротивными пазушными побегами («two-shoots plant» — двупобеговое растение) верхушечная почка одного из этих побегов угнетает рост пазушных почек на другом декапитированном побеге. Таким образом, ингибитор должен передвигаться сначала вниз, а затем по декапитированному побегу вверх. Аналогичные результаты были получены другими исследователями, работавшими с тем же объектом (Libbert, 1954а; Remy. 1961б), а также с колеусом (Leike, 1961).

Leopold 1949; Champagnat, 1951; Remy, 1956; Gregory, Yeale, 1957; Bogorad, McIlrath, 1960). Однако имеющиеся экспериментальные данные фрагментарны и противоречивы.

Вместе с тем до недавнего времени считалось общепризнанным, что ИУК передвигается в растении строго базипетально. Это объяснялось не только максимальным содержанием ИУК в верхушке, но и общим градиентом в растении напряженности обмена веществ, прежде всего дыхания (Niedergang-Kamien, Leopold, 1957; Reiff, Guttenberg, 1961; Reiff, 1961).

За последние годы были получены данные, свидетельствующие о возможности передвижения ИУК и в акропетальном направлении. При изучении акропетального передвижения ИУК у колеуса сначала были получены противоречивые результаты. Лиопольд и Гернсей (Leopold, Guernsey, 1953) нашли, что с переходом к репродуктивной фазе развития у этого растения появляется акропетальное направление передвижения ИУК. Хаупт (Haupt, 1956) опроверг эти данные. С другой стороны, Джекобс (Jacobs, 1954) в тщательно проведенных опытах показал, что у молодых растений колеуса акропетальное передвижение ИУК составляет около $^1/_3$ базипетального. Недавно была опубликована работа Лейке (Leike, 1961), который также обнаружил акропетальное передвижение ИУК у молодых вегетирующих растений колеуса и доказал, применяя 2,3,5-трийодбензойную кислоту, что оно осуществляется пассивно, с транспирационным током. Акропетальное передвижение ИУК наблюдалось также у батата (Kuse, 1961).

Особенно большой интерес представляют исследования, проведенные с использованием ИУК, меченной C^{14}. В отрезках стебля гороха передвижение ИУК-C^{14} осуществлялось преимущественно базипетально, но было обнаружено и акропетальное передвижение ауксина как в стебле, так и в почке (Wickson, Thimann, 1960). В черенках сливы ИУК-C^{14} передвигалась в обоих направлениях с примерно одинаковой скоростью (Strydon, Hartmann, 1960).

Таким образом, на первый из поставленных выше вопросов — о возможности акропетального передвижения ИУК по растению — мы можем предварительно ответить утвердительно, хотя для исчерпывающего ответа необходимы дальнейшие исследования с растениями большого числа видов.

Однако даже опровержение исходного положения Сноу о невозможности акропетального передвижения ИУК еще само по себе не исключает наличия в растении специфического ингибитора роста, также передвигающегося акропетально.

Обратимся к рассмотрению результатов исследования этого гипотетического вещества.

4. Ингибиторы роста и их связь с ИУК

Изучению специфического ингибитора роста, образующегося под влиянием ИУК, посвящена серия обстоятельных работ Либберта (Libbert, 1954а, 1954б, 1955а—г, 1957, 1958, 1961а). Экспериментируя с декапитированными зелеными и этиолированными растениями гороха, Либберт наблюдал повышение чувствительности пазушных почек к ИУК, введенной через поверхность среза, при наличии корней и зеленых листьев. В нейтральной фракции эфирного экстракта из корней и зеленых побегов Либберт обнаружил растворимое в бензоле вещество, вызывающее задержку прорастания семян и роста корней, но не действующее на пазушные почки. Кроме того, в нейтральной фракции эфирного экстракта из корней, зеленых и этиолированных побегов было найдено нерастворимое в бензоле вещество, оказывающее угнетающее действие не только на прорастание семян и рост корней, но и на развитие пазушных почек.

На основании полученных результатов Либберт предложил следующую гипотезу: в корнях и листьях зеленых растений, а у этиолированных растений — только в корнях, образуется предшественник корреляционного ингибитора роста, — возможно, ненасыщенный лактон, который превращается в корнях и побегах под действием ИУК в корреляционный ингибитор роста. В подтверждение этой гипотезы Либберт экспериментально доказал, что при гидролизе фракции, содержащей корреляционный ингибитор роста, образуется ИУК, причем на выход ИУК не влияло удаление ее предшественников (индолилацетальдегида и других). С другой стороны, при инкубации ИУК с предшественником ингибитора его активность повышалась. Однако до сих пор ни ингибитор, ни его предшественник не получены в чистом виде и не идентифицированы.

Косвенные подтверждения гипотезы Либберта были получены и другими исследователями. В опытах с двупобеговыми декапитированными проростками гороха Реми (Remy, 1961) наблюдала повышение чувствительности пазушных почек к угнетающему действию ИУК в присутствии корней и листьев. По предварительным данным Гуттенберга и Цейтше (Guttenberg, Zeitsche, 1956), содержание ингибитора в нейтральной фракции эфирного экстракта из верхушек проростков подсолнечника снижается при удалении корней, причем одновременно возрастает содержание ИУК. Ссылаясь на Либберта, авторы объясняют эти изменения снижением содержания предшественника ингибитора, образующегося в корнях. Гёпфнер (Hoepfner, 1961) обнаружил в корнях проростков нейтральный ингибитор, содержание которого у бобовых и подсолнечника под действием ИУК повышалось, у овса оставалось без изменения. Вместе с тем в ходе дальнейшего изложения в разделах, посвященных изучению действия ИУК на изолированные почки и роли корней в коррелятивном угнетении роста, мы встретимся с вескими фактами, противоречащими представлениям Либберта.

Каков же механизм действия гипотетического корреляционного ингибитора? В опытах, проводившихся in vitro, Либберт установил, что это вещество подавляет активность фермента, катализирующего синтез ИУК из триптофана. Таким образом, роль верхушечной почки заключается в выделении ИУК, которая после воссоединения с предшественником ингибитора роста образует ингибитор, вызывающий ослабление синтеза ИУК в пазушных почках. Иными словами, ИУК верхушечной почки, действуя через корреляционный ингибитор роста, вызывает снижение содержания ИУК в пазушных почках. Действительно, в одной из своих первых работ Либберт (Libbert, 1954) нашел, что угнетенные пазушные почки гороха не содержат ИУК, подтвердив этим старые данные других исследователей, полученные в опытах с конскими бобами (Thimann, Skoog, 1933), люпином (Ferman, 1938) и кукурузой (Van Overbeek, 1938). Следовательно, по Либберту, непосредственной причиной угнетения роста пазушных почек является недостаток ИУК.

В связи с этим Либберт (Libbert, 1961б) высказывает мысль об известном сходстве физиологического состояния почек в период покоя и при угнетении их верхушечной почкой, — в обоих случаях решающее значение имеет изменение содержания стимуляторов и ингибиторов роста. На вероятность общности процессов, приводящих к началу роста угнетенных пазушных почек и выведению почек из состояния покоя, указывали еще 25 лет тому назад Тиман и Боннер (Thimann, Bonner, 1938). Выше упоминалась, что, по наблюдениям Шампанья и Аллари, у некоторых древесных пород угнетение пазушных почек обусловлено не доминированием верхушки, а состоянием покоя. По-видимому, различия между этими явлениями скорее количественные, чем качественные. Экспериментальные данные подтверждают эти соображения.

Подобно тому как это установлено для угнетенных пазушных почек, в покоящихся почках ряда древесных пород (конский каштан, клен, ясень, бук, дуб, граб, липа, ель, вишня, груша, сирень, сосна) стимуляторы роста не обнаружены или найдены в ничтожных количествах. При набухании и распускании почек содержание этих веществ, идентичных ИУК, возрастает (Zimmermann, 1936; Söding, 1937; Bennett, Skoog, 1938; Cuttenberg, Leike, 1958; Allen, 1960; Couvy, 1962). При этом в некоторых случаях удалось проследить, что накопление ауксина предшествует началу роста. В опытах с яблоней получены противоречивые результаты (Avery и др., 1937; Eggert, 1953).

При изучении содержания ингибиторов речь идет о разных веществах. В большинстве случаев — это кислый ингибитор, выделенный при помощи хроматографии на бумаге Беннет-Кларком и Кеффордом (Bennet-Clark, Kefford, 1955) и названный ими ингибитором β. Высокое содержание ингибитора β обнаружено в покоящихся почках ясеня (Hemberg, 1949б, 1958), *Pinus palustris*, *P. pinaster* (Allen, 1960; Couvy, 1962), *Quercus pedunculata* (Allary, 1961). Ингибитор β, представляющий, по-видимому, смесь ряда веществ, в том числе коричной и салициловой кислот, вызывает, подобно динитрофенолу, нарушение энергетического обмена, разобщая процессы фосфорилирования и переноса электронов (Marinos, Hemberg, 1960).

В покоящихся почках клена и сирени найден нейтральный ингибитор (Steward. Caplin, 1952; Guttenberg, Leike, 1958; Phillips, Wareing, 1958). Из цветочных почек персика в состоянии покоя был выделен ингибитор, идентифицированный как агликон глюкозида нарингенина (Hendershott, Bailey, 1955; Hendershott, Walker, 1959а). При естественном или искусственном прерывании периода покоя содержание всех упомянутых ингибиторов резко снижалось (у персика, клена, дуба — до начала роста, у сирени — после).

Аналогичные явления обнаружены также у покоящихся клубней картофеля: высокое содержание ингибитора β снижается, а низкое содержание стимуляторов повышается при обработке риндитом или этиленхлоргидрином, приводящей к началу прорастания клубней (Hemberg, 1949а; Varga, Ferenczy, 1956). Особенно интересно, что у некоторых сортов подобная обработка клубней вызывает одновременно ослабление доминирующего действия верхушечной почки на рост остальных почек (Lagarde, 1958).

Изменение содержания ингибиторов роста при снятии угнетения пазушных почек до сих пор специальному изучению не подвергалось. Имеется лишь указание Кеффорда (Kefford, 1955) о высоком содержании ингибитора в угнетенных пазушных почках конских бобов. Изучение химической природы ингибиторов, локализации и характера их превращений в растениях в связи с обменом ИУК приблизит нас к пониманию природы явлений коррелятивного угнетения и покоя и, вероятно, позволит с бо́льшим основанием сопоставлять эти явления.[1]

---

[1] Уже после того как настоящая статья была закончена, вышли в свет труды коллоквиума Французского общества физиологов растений, посвященного проблеме «Покой почек и коррелятивное угнетение» (Bull. Soc. franc. physiol. veget., 1961, 7 : 53—99). На этом коллоквиуме, состоявшемся 27 мая 1961 г. в Клермон-Ферране, с основным докладом выступил Либберт, который развил и подкрепил литературными

Повышение содержания ИУК в почках в начале роста противоречит гипотезе прямого угнетающего действия ауксина при доминировании верхушки. Однако для выяснения чувствительности почек к ауксину необходимо рассмотреть результаты изучения действия ИУК непосредственно на пазушные почки.

5. Действие ИУК на изолированные почки

Впервые действие ИУК на изолированные почки было испытано Скугом (Skoog, 1939). Выращивая почки гороха в течение нескольких недель на питательной среде Уайта с добавлением ИУК в концентрации 0—10^{-5}, Скуг наблюдал угнетение роста почек под действием ауксина.

Либберт (Libbert, 1954б, 1955а) в опытах с изолированными узлами проростков гороха, состоящими из узла с пазушной почкой и короткими отрезками междоузлий, также установил угнетающее действие ИУК в концентрациях 10^{-6}—10^{-8}.

Исследования, проводившиеся с целью изучения факторов роста почек, показали, что рост почек регулируется не только ИУК, но в равной, если не в большей мере, веществами иного типа — пуриновыми производными. Испытывая действие различных физиологически активных и питательных веществ на рост пазушных почек изолированных узлов гороха, Галстон и Хэнд (Galston, Hand, 1949) обнаружили сильное стимулирующее действие аденина, почти полностью снимаемое ИУК. Через 10 лет Уиксон и Тиман (Wickson, Thimann, 1958) повторили этот же опыт, но вместо аденина применили кинетин — 6-фурфуриламинопурин, впервые полученный из препарата ДНК и изученный в лаборатории Скуга (Miller, Skoog и др., 1955). Результаты были аналогичны — ИУК тормозила рост пазушных почек, кинетин действовал антагонистически. Недавно было получено еще одно экспериментальное подтверждение антагонистического действия на пазушные почки гороха ИУК, с одной стороны, и аденина, кинетина и некоторых иных веществ (тиамина, *n*-аминобензойной кислоты, гиббереллина), с другой (Champagnat, Remy и др., 1960).

Итак, можно считать установленным, что ИУК угнетает рост почек in vitro. Сторонники гипотезы прямого действия ИУК считают эти данные исчерпывающим подтверждением своих взглядов (Thimann, 1959), оставляя без объяснения не укладывающиеся в эту гипотезу факты об отсутствии ИУК в угнетенных пазушных почках. Либберт (Libbert, 1954а) предложил компромиссное решение проблемы: ИУК в низких концентрациях действует через специальный ингибитор, а в высоких — непосредственно на почки. Однако и это предположение не подкреплено достаточно вескими экспериментальными данными. Кроме того, результаты изучения действия ИУК на изолированные почки противоречат и гипотезе Либберта. Действительно, ведь в этих опытах отсутствуют источники предшественника корреляционного ингибитора роста — корни и зеленые побеги. Несмотря на это, ИУК вызывает угнетение роста почек. В связи с этим нам представляется наиболее правильной гипотеза Кеффорда (Kefford, 1955), согласно которой образование ингибитора (в опытах Кеффорда — это комплекс ингибитора β) из ИУК или под действием ИУК происходит в самой почке.

Таким образом, кардинальный вопрос о механизме действия ИУК верхушечной почки на рост пазушных еще нельзя считать выясненным. Для его разрешения необходимо прежде всего изучить судьбу ИУК, поступающей в пазушные почки, и ее участие в образовании ингибитора.

Чем обусловлено стимулирующее действие пуриновых производных на рост почек? Доказано, что эти вещества, особенно аденин и кинетин, стимулируют синтез нуклеиновых кислот и деление клеток в тканях корня, клубня, стебля, каллюса и листа (Das и др., 1956; Patau и др., 1957; Olszewska и др., 1957; Guttman, 1957; Olszewska, 1959; Wollgiehn, 1961). В опытах с изолированными узлами проростков гороха Тиман и Лалорайя (Thimann, Laloraya, 1960) установили стимулирующее действие кинетина на синтез белка в почках, осуществляемое, как предполагают авторы, через нуклеиновые кислоты; ИУК оказывала противоположное действие.[1] Стимулирующее действие кинетина на биосинтез нуклеиновых кислот в почках было подтверждено в работе Хвойки, Вереша и Козела (1961). Путем введения различных кининов (кинетина и близких к нему веществ) в черешки и побеги яблони этим авторам удалось вызвать усиленное включение P^{32} в состав нуклеотидов и нуклеопротеидов пазушных почек.

данными свое представление о тесной связи явлений покоя и коррелятивного угнетения почек. Остальные сообщения, принадлежавшие в основном сотрудникам лаборатории Шампанья, не внесли ничего принципиально нового в изучение коррелятивного угнетения роста. Самый факт проведения такого коллоквиума свидетельствует о большом интересе физиологов растений к этой проблеме.

[1] По данным, полученным в лаборатории Мотеса (Mothes, 1961; Conrad, 1961), обработка кинетином участка изолированного листа (рапса, табака) способствует накоплению в этом участке питательных веществ, а также ИУК. В связи с этим предполагается, что кинетин может действовать через ИУК, в частности в явлениях корреляции. Однако антагонистическое действие кинетина и ИУК на рост изолированных почек и синтез в них белка не укладывается в это объяснение.

Согласно представлению, развиваемому Скугом, интенсивность процессов роста определяется взаимодействием ИУК и нуклеиновых кислот, образующих активный комплекс или комплексы (Skoog, 1950, 1955; Skoog, Miller, 1957). Бер (Ber, 1949) и его последователь Хён (Höhn, 1954, 1955) высказывают мысль, что ИУК вступает в соединение с нуклеиновыми кислотами, вызывая тем самым повышение их активности в отношении синтеза белка. В недавно опубликованной работе Кеффорда и Голдакра (Kefford, Goldacre, 1961) излагается новая гипотеза об образовании под влиянием ИУК какого-то промежуточного вещества, взаимодействие которого с соединениями типа кинетина приводит к синтезу нуклеиновых кислот и стимуляции деления.

Таким образом, приведенные выше данные о факторах роста почек следует рассматривать как частный случай проявления общей закономерности — зависимости роста от взаимодействия ИУК и нуклеиновых кислот. В этом частном случае взаимодействие ИУК с кинетиноподобными веществами может, как нам представляется, приводить к стимуляции роста и иным путем, — уменьшая содержание ингибитора, для образования которого в почке (по Кеффорду) необходима, по-видимому, свободная ИУК.

При изучении действия тех или иных веществ на почки следует иметь в виду, что эти вещества могут оказывать влияние на различные этапы развития почек. Поле и Нич (Paulet, Nitsch, 1959) отмечают в процессе образования почек три этапа, которые вполне могут быть отнесены и к росту уже имеющихся, но угнетенных пазушных почек: I этап — снятие угнетающего действия меристематических тканей (в данном случае верхушечной почки), осуществляемого ИУК; II этап — усиление обмена нуклеиновых кислот, особенно ДНК, приводящее к митозам; на этом этапе стимулирующее действие оказывают пуриновые и пиримидиновые основания и другие предшественники нуклеиновых кислот; III этап — рост почек, для которого необходимы питательные вещества, в том числе сахара и нитраты (в более высоких концентрациях, чем вещества, действующие на II этапе).

Напрашиваются вопросы: оказывают ли эти вещества такое же действие на рост почек при введении их в целое растение? При каких условиях и в каких органах эти вещества, в частности производные нуклеиновых кислот, образуются?

6. Противодействие угнетению роста пазушных почек на растении

а) Вещества, стимулирующие рост пазушных почек

У двупобеговых проростков гороха угнетающее действие верхушечной почки одного бокового побега на развитие пазушных почек другого декапитированного побега почти полностью снималось при введении в этот последний раствора глюкозы (Remy, 1961а). Ослабление угнетающего влияния одной пазушной почки на другую у декапитированных, лишенных семядолей проростков нута удалось вызвать помещением растений на раствор сахарозы, а в еще большей степени — при добавлении к этому раствору тиамина (Hugon, 1958). Но единственным веществом, снимавшим угнетение почек в отсутствие сахарозы, оказался кинетин (Hugon, 1961). Если же кинетин наносили непосредственно на угнетенную почку, то, в отличие от гибберелловой кислоты, вызывавшей усиление роста обоих боковых побегов, кинетин стимулировал рост только обработанной почки (Hugon, 1962).

У этого же объекта (нута) преодоление угнетающего действия верхушки на пазушные почки достигалось при введении в питательный раствор кинетина и в меньшей степени — аденина, пантотеновой, никотиновой и *n*-аминобензойной кислот и биотина (Hugon, 1960). При инъекции в семядолю подобное действие оказывало только одно вещество — кинетин (Champagnat, Remy и др., 1960).

Снятие или ослабление угнетающего действия верхушечной почки на рост пазушных были обнаружены при опрыскивании раствором кинетина однодольных и двудольных растений 10 видов (Lona, Bocchi, 1957), а также при введении кинетина в клубень *Stachys affinis* (Lagarde, 1960).

На основании приведенных результатов исследований можно считать, что и в целом растении угнетающему действию ИУК на пазушные почки противостоит стимулирующее действие производных нуклеиновых кислот типа кинетина. Имея в виду взаимодействие этих веществ, Скуг (Skoog, 1950) предположил, что при декапитации в растении накапливаются стимулирующие рост пазушных почек продукты нуклеинового обмена, обычно связываемые ИУК. Факты подтверждают это предположение. Используя гистохимические методы определения нуклеиновых кислот, В. Г. Конарев (1954) установил, что декапитация главного побега у растений гороха, фасоли и томата, вызывающая усиленное образование пазушных побегов, приводит к накоплению в узлах стебля нуклеиновых кислот, особенно РНК. Цитологическое исследование, проведенное Нейлором (Neylor, 1958), показало, что удаление верхушечной почки у *Tradescantia paludosa* вызывает удвоение количества ДНК в ядрах инициальных клеток конуса нарастания пазушных почек и переход к митозу этих клеток, ранее находившихся в угнетенном состоянии. Наложение пасты с α-нафтилуксусной кислотой на декапитированную верхушку восстанавливало состояние угнетения этих клеток.

Результаты изложенных опытов позволяют сделать следующее важнейшее заключение: угнетающее действие верхушечной почки проявляется в снижении содержания нуклеиновых кислот и в задержке митозов в пазушных почках.

Выше была отмечена известная общность явлений коррелятивного угнетения и состояния покоя почек, выражающаяся в сходных изменениях содержания ростовых веществ. Результаты определения нуклеиновых кислот в почках древесных пород (цитрусовых, яблони, вишни, тиса, ели, дуба, клена, ясеня) в течение года показывают, что покоящиеся почки, подобно угнетенным пазушным почкам, также отличаются низким содержанием этих соединений (Цельникер, 1950, 1962; Camefort, 1954; Краевой, Еськин, 1957; Барская, Окнина, 1959). Помимо этого, удавалось искусственно прервать состояние покоя почек путем обработки их производными нуклеиновых кислот, аденинсодержащим веществом из дрожжевого экстракта, аденином (Guthrie, 1941) и кинетином (Kurz, Kummerow, 1957).

Развивая свою мысль об общности физиологических процессов, лежащих в основе явлений покоя и коррелятивного торможения почек, Либберт (Libbert, 1961б) высказал предположение, что эндогенные ростовые вещества — стимуляторы и ингибиторы — могут оказывать в обоих случаях существенное влияние и на содержание нуклеиновых кислот в почках. Будущие исследования покажут, в какой мере это представление соответствует действительности.

б) Влияние интенсивности роста растения на проявление доминирования верхушечной почки

Наблюдения показывают, что у ряда растений степень проявления доминирования верхушки зависит от условий роста растений. Так, у растений нута боковые побеги образуются лишь особенно интенсивно растущими экземплярами из пазушных почек, закладываются же эти почки в период наиболее интенсивного роста стебля, т. е. в тот период, когда, казалось бы, наличие высокого содержания ИУК в верхушечной почке должно приводить к полному угнетению пазушных почек (Champagnat, 1952). У льна в условиях обильного азотного питания доминирующее действие верхушечной почки вовсе не наблюдалось (Gregory, Yeale, 1957). У наиболее развитых растений винограда доминирующее влияние верхушки ослаблено (Hulgin, 1959).

Аналогичные факты установлены и для древесных пород. У *Ginkgo biloba* мощному развитию главного побега соответствует обильное развитие пазушных почек, обычно испытывающих угнетающее действие со стороны верхушки (Gunckel и др., 1949).

Интересные результаты были получены при выяснении причин роста боковых побегов из пазушных почек в год их заложения на материнском побеге у ряда древесных пород. Такие побеги И. А. Грудзинская(1959, 1960, 1961), следуя терминологии Шпета, называет силлептическими. По ее наблюдениям, у вяза и в редких случаях даже у дуба образование силлептических побегов вызывается особенно благоприятными для роста растений внешними условиями, в частности высокой влажностью почвы.

В опытах с березами Шампанья (Champagnat, 1954) установил, что у *Betula verrucosa*, отличающейся значительным развитием побегов из пазушных почек в год их заложения, содержание ИУК в верхушечных почках ниже, чем в соответствующих почках *B. papyrifera*, у которой это явление почти не наблюдается. Однако усиление роста побегов *B. papyrifera*, вызванное обрезкой, приводило к развитию значительного числа пазушных почек в год их заложения. Эти результаты позволили Шампанья (Champagnat, 1954, 1959) высказать предположение, что для развития пазушных побегов из почек в год их заложения необходимо достижение определенной пороговой величины прироста материнского побега. Вместе с тем у большинства изученных древесных пород более интенсивному образованию силлептических побегов соответствует и более высокое содержание ИУК в верхушечных почках. В связи с этим Шампанья (Champagnat, 1962) считает, что при интенсивном росте древесных пород накопление ИУК в верхушечных почках опережается еще более усиленным накоплением факторов, противодействующих угнетающему влиянию ИУК на развитие пазушных почек.

Естественно, по нашему мнению, предположить, что эти факторы идентичны с веществами, стимулирующими рост почек. В таком случае ослабление доминирования верхушки у мощных растений в период их интенсивного роста обусловлено, по-видимому, особенно высоким содержанием нуклеиновых кислот не только в верхушечных, но и в пазушных почках. В подтверждение этого объяснения можно привести данные Ю. Л. Цельникер (1962), обнаружившей максимальное содержание нуклеиновых кислот в почках ряда древесных пород именно в период наиболее интенсивного роста побегов.

в) Роль семядолей и корней в явлениях угнетения роста пазушных почек

Участие семядолей и корней в явлениях коррелятивного угнетения роста пазушных почек подробно описано в работах Р. Досталя, с 1908 г. занимающегося изучением взаимовлияния отдельных органов при росте проростков однолетних двудольных растений. В своих последних исследованиях, проводившихся с проростками гороха и льна, Досталь (1956; Dostal, 1959, 1960) пришел к выводу, что доминирование верхушки (в его опытах — это верхушечная почка одного из двух боковых побегов декапитированных проростков) обусловлено сочетанием угнетающего действия листьев и стимулирующего действия корней на пазушные почки. Причем в самом начале прорастания корни задерживают рост почек. При изучении действия семядоли на находящуюся в ее пазухе почку Досталь обнаружил стимуляцию роста у льна и подавление его у гороха.

Исследованию взаимоотношений между пазушными почками и семядолями посвящен также ряд работ Шампанья и его сотрудников. Эксперименты с проростками многочисленных двудольных показали, что знак действия семядоли на почку, находящуюся в ее пазухе, зависит от условий выращивания (в частности, освещения), возраста и видовых особенностей растений (Champagnat, 1951a, 1951б; Pfirsch, 1954).

В опытах с многочисленными однолетними двудольными растениями Шампанья и Дальзон (Champagnat, Dalzon, 1958) обнаружили, что чем меньшая часть семядоли оставалась на декапитированном растении, тем более сильное угнетение испытывала ее пазушная почка со стороны другой пазушной почки. Эти данные, а также результаты предыдущих исследований привели авторов к выводу, что угнетающее действие одной почки на другую обусловлено явлениями двух типов; 1) наличием ингибитора (ауксина или специфического вещества), выделяемого доминирующей почкой, и 2) отсутствием защитного влияния семядоли или листа [1] на почку. Иными словами, семядоля противодействует угнетению роста почки, находящейся в ее пазухе.

Упоминавшиеся выше результаты опытов Досталя, а также старых опытов Вента (Went, 1936) и Скуга (Skoog, 1939) с растениями гороха свидетельствуют о том, что подобного рода противодействие исходит и от корней. По мнению И. А. Грудзинской (1960), образование силлептических побегов у древесных пород обусловлено усиленным развитием корневой системы, которое приводит к увеличению отношения: деятельная корневая поверхность /деятельная листовая поверхность.

В эффектных опытах с изгибами главного побега саженцев вишни и приданием укорененным побегам ивы формы полной петли (в вертикальной плоскости) Уэринг и Наср (Wareing, Nasr, 1961) наблюдали образование боковых побегов в ближайшей к корням части отрезка стебля, положение которого отклонялось от вертикального. Очевидно, именно в этой части накапливались поступающие из корня вещества, дальнейшее передвижение которых затруднялось изгибом.

Есть ли основания считать, что стимулирующее действие семядолей и корней на рост пазушных почек обусловлено передвижением из них продуктов нуклеинового обмена («специфических веществ» Вента)?

Что касается семядолей, то их роль как поставщика компонентов нуклеиновых кислот для надземной части проростков доказана с несомненностью. В ходе прорастания, по мере распада нуклеиновых кислот семядолей происходит накопление этих соединений в надземных органах (Конарев, 1959; Oota, Takata, 1959). Возникает вопрос, могут ли и корни служить источником этих веществ?

В последнее время опубликованы работы, подтверждающие мысль Д. А. Сабинина (1948) о синтезе в корневой системе производных нуклеиновых кислот, являющихся стимуляторами активности меристем надземных органов. Установлено, что корни обладают большей способностью к синтезу нуклеиновых кислот, чем побеги, и что рост надземных органов и синтез в них белка в значительной мере зависят от этой способности корней (Potapov, Maroti, 1956; Frenyó, 1957; Martos, 1958, 1959). Недавними исследованиями Н. Д. Тарасенко и С. П. Коваленко (1962) доказан синтез нуклеиновых кислот в корнях томата и передвижение их в надземные органы. Правда, до сих пор нет данных о наличии в пасоке растений производных нуклеиновых кислот. Однако влияние, оказываемое пасокой на процессы роста, в частности сильная стимуляция роста каллюса пасокой кукурузы (Трин Суан-ву и др., 1961) и кинетиновый эффект (сохранение зеленой окраски), вызываемый пасокой махорки у срезанных листьев (Кулаева, 1962), позволяют предполагать, что пасока растений содержит вещества типа кинетина (в литературе до сих пор нет сведений о выделении собственно кинетина из растительных тканей).

Если теперь сопоставить данные о стимулирующем действии корней на рост пазушных почек с результатами изложенных выше работ Либберта, то выяснится, что корни могут оказывать на почки двоякое действие: как источники предшественника корреляционного ингибитора роста — корни угнетают рост почек, но как источники производных нуклеиновых кислот — они стимулируют его. Очевидно, в каждом конкретном случае роль корней в явлении коррелятивного угнетения пазушных почек будет определяться видовыми особенностями растения, его возрастом и условиями выращивания.

Заключение

Подводя итоги, изложим кратко ответы на вопросы, поставленные в начале статьи:

1) акропетальное передвижение ИУК в растении возможно;

---

[1] Стимулирующее влияние листьев на пазушные почки отмечено у черенков *Scrophularia nodosa* (Courduroux, 1957) и побегов сирени (Champagnat, 1955).

2) наличие специфического ингибитора роста, образующегося при участии ИУК, весьма вероятно, но он до сих пор не выделен и не идентифицирован;

3) ИУК подавляет рост изолированных почек, но она отсутствует в пазушных почках, испытывающих угнетающее действие верхушечной почки;

4) рост пазушных почек стимулируют продукты нуклеинового обмена типа кинетина.

Как в связи с этим можно оценить гипотезы, предложенные четверть века тому назад для объяснения угнетающего действия верхушечной почки на рост пазушных? Гипотеза прямого действия ИУК подтверждается действием ИУК и веществ типа кинетина на изолированные почки, а также возможностью акропетального передвижения ИУК по растению. Гипотеза непрямого действия ИУК подкрепляется опытами Либберта, свидетельствующими о наличии в растениях специфического корреляционного ингибитора роста, а также отсутствием ИУК в угнетенных пазушных почках. В соответствии с гипотезой отвлечения положительную роль в росте пазушных почек играют питание растений, а также наличие корней и семядолей как источников специфических веществ — продуктов нуклеинового обмена.

Таким образом, ни одну из предложенных гипотез нельзя считать всеобъемлющей. Пути воздействия верхушечной почки на пазушные множественны (Audus, 1959; Margara, 1961; Kuse, 1962). Накопленные данные позволяют считать наиболее вероятным, что степень доминирующего действия верхушечной почки на пазушные зависит от сочетания угнетающего действия ИУК (непосредственно или через гипотетический ингибитор) и стимулирующего действия производных нуклеиновых кислот типа аденина и кинетина (поступающих из семядолей или корней). При этом физиологические изменения в почках, испытывающих коррелятивное угнетение роста, имеют много общего с физиологическими процессами, обусловливающими переход почек к состоянию покоя.

По мере изложения результатов экспериментов мы отмечали связанные с явлением коррелятивного угнетения частные вопросы, которые еще далеки от полного разрешения. Вместе с тем окончательное выяснение физиологической сущности этого явления невозможно без решения следующих вопросов, имеющих первостепенное значение для всей физиологии роста растений: механизм взаимодействия ИУК и нуклеиновых кислот в процессах роста, роль корней как поставщиков производных нуклеиновых кислот — стимуляторов роста надземных органов, причины покоя и пробуждения почек, роль и превращение в растении ингибиторов. Дальнейшие исследования в этих направлениях внесут ценный вклад в создание физиологии целого растения.

Литература

Барская Е. И., Е. З. Окнина. (1959). Роль нуклеиновых кислот в процессах роста и состояния покоя почек плодовых культур. Физиолог. раст., 6 : 457. — Грудзинская И. А. (1959). О периодичности развития (побегообразование у дуба). В сб. «Итоги и перспективы исследований развития растений». — Грудзинская И. А. (1960). Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Бот. журн., 7 : 968. — Грудзинская И. А. (1961). Заметка об *Ulmus pumila* L. Бот. матер. Гербария БИН АН СССР, 21 : 114. — Досталь Р. (1956). Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений. Физиолог. раст., 3 : 355. — Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений. — Конарев В. Г. (1954). Влияние недостаточности питания на содержание и характер распределения нуклеиновых кислот в связи с процессами роста и тканевой дифференциации у растений. Тр. Инст. физиолог. раст., 8 : 299. — Конарев В. Г. (1959). Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. — Краевой С. Я., В. И. Еськин. (1957). О возможных причинах поливалентного роста дуба черешчатого. ДАН СССР, 117 : 333. — Кулаева О. Н. (1962). Влияние корней на обмен веществ в связи с проблемой действия на лист кинетина. Физиолог. раст., 9 : 229. — Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. XX Тимиряз. чтение. — Курсанов А. Л. (1961). Современная физиология растений и перспективы ее развития. Изв. АН СССР, сер. биолог., 181. — Сабинин Д. А. (1948). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимиряз. чтение. — Тарасенко Н. Д., С. П. Коваленко. (1962). О передвижении соединений типа нуклеиновых кислот по проводящей системе растений. Физиолог. раст., 9 : 245. — Трин Суан-ву, Н. Г. Потапов и Хань Би-вэнь. (1961). О природе физиологически активных веществ, синтезируемых корневой системой. В сб». Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений». Тезисы докладов конференции 6—10 II 1961 : 139. — Хвойка Л., К. Вереш, Я. Козел. (1961). Влияние кининов на рост почек яблони и на включение P^{32}. Biol. plant. Acad. Sci. Bohemosl., 3 : 140. — Цельникер Ю. Л. (1950). К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. Бот. журн., 5. — Цельникер Ю. Л. (1962). О связи годичного цикла роста побегов у деревьев с содержанием нуклеиновых кислот и водным режимом точек роста. Физиолог. раст. — Штернберг М. Б. (1952). К вопросу о строении кроны моноподиальных и симподиальных древесных растений.

Бюлл. МОИП, отд. биолог., 57 : 6. — Allary S. (1958a). Remarques sur l'inhibition des bourgeons axillaires de la pousse herbacée des végétaux ligneux. C. R. Acad. Sci., 246 : 1071. — Allary S. (1958б). La libération d'auxine diffusible par les organes aeriens des végétaux ligneux. C. R. Acad. Sci., 247 : 2187. — Allary S. (1961). Remarques sur le rôle du complexe inhibiteur dans la dormance des bourgeons de *Quercus pedunculata* Ehrh. C. R. Acad. Sci., 252 : 930. — Allen R. M. (1960). Changes in acid growth substances in terminal buds of longleaf pine seedlings during the breaking of winter dormancy. Physiol. Plantarum, 13 : 555. — Audus L. J. (1959). Correlations. J. Linnean Soc. London (Bot.), 56 : 177. — Audus L. J., R. Thresh. (1956). The effects of synthetic growth-regulator treatments on the level of free endogenous growth substances in plants. Ann. Bot., 20 : 439. — Avery G. S. Jr., P. B. Burkholder, H. B. Creighton. (1937). Production and distribution of growth hormone in shoots of *Aesculus* and *Malus* and its probable role in stimulating cambial activity. Amer. J. Bot., 24 : 51. — Bennett J. P., F. Skoog. (1938). Preliminary experiments on the relation of growth promoting substances to the rest period in fruit trees. Plant. Physiol., 13 : 219. — Bennett-Clark T. A., N. P. Kefford. (1953). Chromatography of the growth substance axtracts. Nature, 171 : 645. — Ber A. (1949). Auxine und Nucleinsäuren. Experientia (Basel), 5 : 455. — Bogorad L., W. J. McIlrath. (1960). Effect of light quality on axillary bud development. Plant. Physiol., 35 (Suppl.), XXXII. — Camefort R. (1954). Presence et localisation de l'acide ribonucléique dans le point végétatif de quelques Gymnospermes. C. R. Acad. Sci., 238 : 922. — Champagnat P. (1951a). Action du cotylédon de *Bidens pilosus* L. var. *radiatus* sur son bourgeon axillaire: cas d'inhibition et cas de stimulation. Dosages auxiniques. C. R. Soc. Biol., 145 : 1371. — Champagnat P. (1951б). Rôle du bourgeon terminal dans l'action, exercée par le cotylédon de *Bidens pilosus* L. var. *radiatus* sur son bourgeon axillaire. C. R. Soc. Biol., 145 : 1374. — Champagnat P. (1952). Les départs de bourgeons axillaires sur la partie moyenne des pousses. Étude d'une plante hervacée: *Cicer arietinum* L. Comparaison avec les «rameaux anticipes» des végétaux ligneux. C. R. Acad. Sci., 235 : 389. — Champagnat P. (1954). Recherches sur les «rameaux anticipés» des végétaux ligneux. Rev. Cytol. et Biol. Végét., 15 : 1. — Champagnat P. (1955). Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. Rev. Gen. Bot., 62 : 325. — Champagnat P. (1959). Inhibitions et stimulations dans les corrélations entre bourgeons. Bull. Soc. Franc. Physiol. Végét., 5, 3 : 95. — Champagnat P. (1962). Introduction de la physiologie de la taille. Ann. Gembloux, 68 : 137. — Champagnat P., M. Dalzon. (1958). Inhibition par carence sur les plantules de dicotylédones. Ann. Sci. Univ. Besancon, ser. 2, Bot., 12 : 101. — Champagnat P., M. Remy, E. Hugon, G. Roche-Cellarier. (1960). Interactions entre substances inhibitrices et substances stimulatrices dans les corrélations entre bourgeons. C. R. Soc. Biol., 154 : 2262. — Conrad K. (1961). Über die Verteilung von Auxin im partiell mit Kinetin behandelten, isolierten Blatt. Flora, 151 : 345. — Courduroux J. C. (1957). Inhibition et stimulation chez le *Scrophularia nodosa* L. Bull. Soc. Bot. France, 104 : 457. — Couvy J. (1962). Présense d'une substance de croissance et d'un inhibiteur dans les bourgeons et les pousses de première année chez *Pinus pinaster* Sol. Evolution de ces substances au cours de l'année. C. R. Acad. Sci., 254 : 2643. — Das N. K., K. Patau, F. Skoog. (1956). Initiation of mitosis and cell division by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. Physiol. Plantarum, 9 : 640. — Delisle A. L. (1937). The influence of auxin on secondary branching in two species of Aster. Amer. J. Bot., 24 : 159. — Dostal R. (1959). I. Versuche zur apikalen Dominanz in der Pflanzenmorphogenese. Práce Brněnskē Zakl. Českoslov. Akad. Věd., 31 : 1. — Dostal R. (1960). Weitere morphologische Wuchsstoffversuche an *Pisum*- und *Linum*-Keimlingen. Práce Brněnske Zakl. Českoslov. Akad. Věd., 32 : 425. — Eggert F. P. (1953). The auxin content of spur buds of apple as related to the rest period. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 62 : 191. — Ferman J. H. G. (1938). The role of auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots. Rec. Trav. Botan. Neerl., 35 : 170. — Frenyó V. (1957). Die Rolle der Wurzel in den Frühphasen der Entwicklung. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 7 : 161. — Galston A. W., M. E. Hand. E. (1949). Adenine as a factor for etiolated peas and its relation to the thermal inactivation of growth. Arch. Biochem., 22 : 434. — Gordon S. A. (1957). The effects of ionizing radiation on plants: biochemical and physiological aspects. Quart. Rev. Biol., 32 : 3. — Gregory F. G., J. A. Yeale. (1957). A reassessment of the problem of apical dominance. Symposia Soc. Exp. Biol., 11 : 1. — Gunckel J. E., K. V. Thimann, R. H. Wetmore. (1949). Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. IV. Amer. J. Bot., 36 : 309. — Gustaffson F. G. (1941). Lack of inhibition of lateral buds by the growth-promoting substance phenylacetic acid. Plant. Physiol., 16 : 203. — Guthrie J. D. (1941). A preparation from yeast that is active in breeking the rest period of buds. Contrib. Boyce Thompson Inst., 12 : 195. — Guttenberg H. von, H. Leike. (1958). Untersuchungen über den Wuchs- und Hemmstoffgehalt ruhender und treibender Knospen von *Syringa vulgaris* L. Planta, 52 : 96. — Guttenberg H. von, K. Zeitsche. (1956). Der Einfluss des Lichtes auf die Auxinbildung und den Auxintransport. Planta, 48 : 99. — Guttman R. (1957). Alterations in

nuclear RNA metabolism induced by kinetin. J. Biophys. Biochem. Cytol., 3 : 129. — Haupt W. (1956). Gibt es Beziehungen zwischen Polaritäat und Blutenbildung? Ber. Dtsch. Bot. Ges., 69 : 61. — Hay J. R. (1956). The effect of 2,4-dichlorphenoxyacetic acid and 2,3,5-triiodobenzoic acid on the transport of indoleacetic acid. Plant. Physiol., 31 : 118. — Hemberg T. (1949a). Significance of growth inhibiting substances and auxins for the rest period of the potato tuber. Physiol. Plantarum, 2 : 24. — Hemberg T. (1949б). Growth inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus*. Physiol. Plantarum, 2 : 37. — Hemberg T. (1958). The ocurrence of acid inhibitors in resting terminal buds of *Fraxinus*. Physiol. Plantarum, 11 : 610. — Hendershott C. H., L. F. Bailey. (1955). Growth inhibiting substances in extracts of dormant flower buds of peach. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 65 : 85. — Hendershott C. H., D. R. Walker. (1959a). Seasonal fluctuation in quantity of growth substances in resting peach flower buds. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 74 : 121. — Hendershott C. H., D. R. Walker. (1959б). Identification of a growth inhibitor from extracts of dormant peach flower buds. Science, 130 : 3378. — Hitchcock A. E. (1935). Tobacco as a test plant for comparing the effectiveness of preparations containing growth substances. Contrib. Boyce Thompson Inst., 7 : 349. — Hoepfner K.-H. (1961). Die Beeinflussung des Wachstums und Hemmstoffgehaltes der Wurzel durch Wachstumsregulatoren. Flora, 151 : 398. — Höhn K. (1954). Die Bedeutung der Nucleinsäuren für embryonale und postembryonale Wachstumsvorgänge der Pflanze. Naturwissenschaften, 41 : 536. — Höhn K. (1955). Zur Frage der Bedeutung der Nucleinsauren für die Wachstumsvorgänge der Pflanze. Beitr. Biol. Pflanz., 31 : 261. — Hugon E. (1958). Interactions entre saccharose, thiamine et auxine dans les corrélations entre bourgeons cotylédonaires chez *Cicer arietinum*. C. R. Acad. Sci., 247 : 339. — Hugon E. (1960). Influences stimulatrices capables de s'opposer à une dominance apicale chez *Cicer arietinum* L. C. R. Acad. Sci., 250 : 1334. — Hugon E. (1961). Influence comparée de quelques vitamines et de la cinétine sur la dominance apicalé. C. R. Acad. Sci., 252 : 776. — Hugon E. (1962). Mode d'action comparée de l'acide gibberellique et de la kinetine dans la dominance apicale chez *Cicer arietinum* L. C. R. Acad. Sci., 255 : 350. — Hulgin P. (1959). Les corrélations entre bourgeons chez *Vitis vinifera* L. Bull. Soc. Franc. Physiol. Végét., 5, 108. — Jacobs W. P. (1954). Acropetal auxin transport and xylem regeneration. A quantitative study. Amer. Naturalist, 88 : 327. — Jacobs W. P., J. H. V. Danielson, P. Adams. (1959). What substance normally controls a given biological process? II. The relation of auxin to apical dominance. Developm. Biol., 1 : 534. — Johnson E. L. (1936). Suspectibility of 70 species of flowering plants to X-irradiation. Plant. Physiol., 11 : 319.— Kefford N. P. (1955). The growth substances separated from plant extracts by chromatography. I. J. Exp. Bot., 6 : 129. — Kefford N. P., P. L. Goldacre. (1961). The changing concept of auxin. Amer. J. Bot., 48 : 643. — Kurz L., I. Kummerow. (1957). Brechung der Ruheperiode von *Hydrocharis* durch Kinetin. Naturwissenschaften, 44 : 121. — Kuse G. (1961). Correlative growth of lateral bud in *Ipomoea batatas* shoot. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, B28 : 431. — Lagarde J. (1958). Dormance et corrélations entre germes dans le tubercule de pomme de terre, comportement de la variété Belle-de-Fontenoy. C. R. Acad. Sci., 247 : 832. — Lagarde J. (1960). Influences comparées de la kinétine et la gibberelline sur les corrélations dans le tubercule de Crosne du Japon. C. R. Acad. Sci., 251 : 266. — Laibach F. (1933). Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideenpolinien. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 51 : 336. — Leike H. (1961). Korrelationen zwischen den Seitensprossen von *Coleus* als Folge akropetaler Auxinleitung. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 74, Sondernummer : 52. — Leopold A. C. (1949). The control of tillering in grasses. Amer. J. Bot., 36 : 437. — Leopold A. C., F. S. Guernsey. (1953). Auxin polarity in the coleus plant. Bot. Gaz., 115 : 147. — Libbert E. (1954a). Zur Frage nach der Natur der korrelativen Hemmung. Flora, 141 : 271. — Libbert E. (1954б). Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I. Planta, 44 : 286. — Libbert E. (1955a). Der Einfluß von Blatt und Wurzel auf die auxin-induzierte korrelative Knospenhemmung. Flora, 142 : 619. — Libbert E. (1955б). Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. II. Planta, 45 : 68. — Libbert E. (1955в). Nachweis und chemische Trenung des Korrelationshemmstoffes und seiner Hemmstoffvorstufe. Planta, 45 : 405. — Libbert E. (1955г). Die Hydrolyse des «Korrelationshemmstoffs» zu Auxin. Planta, 46 : 256. — Libbert E. (1956/1957). Die hormonale und korrelative Steuerung der Adventivwurzelbildung. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Naturwiss. Reihe, 6 : 315. — Libbert E. (1957). Pflanzeneigene Hemmstoffe und fermentative IES-Bildung aus Tryptophan in vitro. Naturwissenschaften, 44 : 540. — Libbert E. (1958). Der primäre Angriffsort pflanzeneigener Hemmstoffe. Physiol. Plantarum, 11 : 516. — Libbert E. (1961a). Die enzymatische Auxinbildung aus Tryptophan unter Einfluss eines nativen Inhibitors. Planta, 56 : 1. — Libbert E. (1961б). Beziehungen zwischen korrelativen Hemmungen und der Knospenruhe (Dormancy). Ber. Dtsch. Bot. Ges., 74, Sondernummer, 51. —Lona F., A. Bocchi. (1957). Effetti morfogenetici ed organogenetici provocati dalla cinetina (Kinetin) su plante erbacee in condizione esterne controllate. Nuovo Giorn. Botan. Ital., 64 : 236. — Margara J. (1961). Les corrélations d'inhibition. Ann. Inst. Nat. Rech. Agron., A-bis

3 : 55. — Marinos N. G., T. Hemberg. (1960). Observations on a possible mechanism of action of the inhibitor-β complex. Physiol. Plantarum, 13 : 571. — Martos V. (1958). Die Wirkung der Hemmung des Wurzel-Nukleinstoffwechsels auf die oberirdischen Organe. Naturwissenschaften, 45 : 396. — Martos V. (1959). Experimental data concerning effect of plant roots on aerial parts. III, IV. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 10 : 157. — McIlrath W. J., L. Bogorad. (1960). The control of axillary bud growth in *Xanthium*. Plant. Physiol., 35 (Suppl.) XIX. — Meinl G., Guttenberg H. von. (1954). Über die Förderung und Hemmung der Entwicklung von Axillarsprossen durch Wirkstoffe. Planta, 44 : 121. — Michener H. D. (1942). Dormancy and apical dominance in potato tubers. Amer. J. Bot., 29 : 558. — Miller O., F. Skoog, M. Saltza, F. Strong. (1955). Kinetin a cell division factor from desoxyribonucleic acid. Journ. Amer. Chem. Soc., 77 : 1392. — Mothes K. (1961). Der Beitrag der Kinetinforschung zum Verständniss pflanzlicher Korrelationen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 74, Sondernummer, 24. — Münch E. (1938). Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt. Jahrb. f. Wiss. Bot., 86 : 581. — Neylor J. M. (1958). Control of nuclear processes by auxin in axillary buds of *Tradescantia paludosa*. Canad. J. Bot., 36, 2 : 221. — Niedergang-Kamien E., A. C. Leopold. (1957). Inhibitors of polar auxin transport. Physiol. Plantarum, 10 : 29. — Niedergang-Kamien E., F. Skoog. (1956). Studies on polarity and auxin transport in plants. I. Modification of polarity and auxin transport by triiodobenzoic acid. Physiol. Plantarum, 9 : 60. — Olszewska M. J. (1959). Etude autoradiographique de l'influence de la kinétine sur la synthèse des acides nucléiques et des protéines dans le méristème radiculaire d'*Allium cepa*. Acta Soc. Bot. Polon., 28 : 175. — Olszewska M. J., W. Maciejewska-Potapczykowa, S. Sempinska. (1957). Effects of kinetin isolated from thymus DNA on plant tissues. Acta Soc. Bot. Polon., 26 : 583. — Oota Y., K. Takata. (1959). Changes in microsomal ribonucleoproteins in the time course of the germination stage as revealed by electrophoresis. Physiol. Plantarum, 12 : 518. — Patau K., N. K. Das, F. Skoog. (1957). Induction of DNA synthesis by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. Physiol. Plantarum, 10 : 949. — Paulet P., J. P. Nitsch. (1959). Stimulation chimique du bourgeonnement chez *Cardamine pratensis* L. Bull. Soc. Bot. France, 106 : 425. — Pfirsch E. (1954). Influence du cotylédon sur le developpement de son bourgeon axillaire. Étude de quelques cas nouveaux. Bull. Soc. Bot. France, 101 : 124. — Phillips I. D. J., P. F. Wareing. (1958). Studies in dormancy of sycamore. I. Seasonal changes in the growth-substance content of the shoot. J. Expl. Bot., 9 : 350. — Potapov N. G., M. Maróti. (1956). Nukleinfoszforsav szintézise a bab csíranövény gyökerében és hajtásában. Agrokémes Talaj., 5 : 57. — Reiff B. (1961). Bemerkungen zur Theorie des polarenWuchsstofftransports. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin. Math.-Naturwiss. Reihe, 10 : 47. — Reiff B., H. Guttenberg von. (1961). Der polare Wuchsstofftransport von *Helianthus annuus* in seiner Abhängigkeit von Alter, Quellungszustang und Kohlenhydratversorgung des Gewebes. Flora, 151 : 44. — Remy M. (1956). Influence de l'intensité lumineuse sur les corrélations entre épicotyle et bourgeons cotylédonaires chez le pois. C. R. Acad. Sci., 243 : 400. — Remy M. (1961a). Intervention d'un facteur trophique dans les corrélations d'inhibition sur des plantes à deux pousses subégales (two-shoot plants). C. R. Acad. Sci., 252 : 1838. — Remy M. (1961б). Inhibition par l'acide β-indoleacetique des bourgeons sur des plantules de pois à deux pousses subégales. C. R. Acad. Sci., 252 : 2933. — Skoog F. (1939). Experiments on bud inhibition with indole-3-acetic acid. Amer. J. Bot., 26 : 702. — Skoog F. (1950). Chemical control of growth and organ formation in plant tissues. Année Biol., 26 : 545. — Skoog F. (1955). Growth factors, polarity and morphogeneisis. Année Biol., 31 : 1. — Skoog F., C. O. Miller. (1957). Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro. Symp. Soc. Exp. Biol., II : 118. — Skoog F., K. V. Thimann. (1934). Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 20 : 480. — Smith P. F. (1944). Auxin in leaves and its inhibitory effect on bud growth in guayule. Amer. J. Bot., 31 : 328. — Snow R. (1925). The correlative inhibition of the growth of axillary buds. Ann. Bot., 39 : 841. — Snow R. (1929). The young leaf as the inhibiting organ. New phytol., 28 : 345. — Snow R. (1937). On the nature of correlative inhibition. New phytol., 36, 283. — Snow R. (1939). A second factor involved in inhibition by auxin in shoots. New phytol., 38 : 210. — Snow R. (1940). A hormone for correlative inhibition. New phytol., 39 : 177. — Snow R. (1945). Plagiotropism and correlative inhibition. New phytol., 44 : 110. — Snyder W. E. (1949). Some responses of plants to 2,3,5-triiodobenzoic acid. Plant. Physiol., 24 : 195. — Söding H. (1937). Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. Wiss. Bot., 84 : 639. — Steward F. C., S. M. Caplin. (1952). Investigations of growth and metabolism of plant cells. III. Evidence for growth inhibitors in certain mature tissues. Ann. Bot., 16 : 477. — Stichel E. (1959). Gleichzeitige Induktion von Sprossen und Wurzeln an in vitro kultivierten Gewebestücken von *Cyclamen persicum*. Planta, 53 : 293. — Strydom D., H. T. Hartmann. (1960). Absorption, distribution and destruction of indoleacetic acid in plum stem cuttings. Plant. Physiol., 35 : 435. — Thimann K. V. (1937). On the nature of inhibitions caused by auxin. Amer. J. Bot.,

24 : 407. — Thimann K. V. (1939). Auxins and the inhibition of plant growth. Biol. Rev., 14, 314. — Thimann K. V. (1959). Correlative aspects of the shoot. Proc. IX Intern. Botan. Congr., Sec. 8B, II : 396. — Thimann K. V., J. Bonner. (1938). Plant growth hormones. Physiol. Rev., 18 : 524. — Thimann K. V., M. M. Laloraya. (1960). Changes in nitrogen in pea stem sections under the action of kinetin. Physiol. Plantarum, 13 : 165. — Thimann K. V. a. F. Skoog. (1933). Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 19 : 714. — Van Overbeek J. (1938). Auxin distribution in seedlings and its bearing on the problem of bud inhibition. Bot. Gaz., 100 : 133. — Varga M. B., L. Ferenczy. (1956). Effect of «Rindite» on the development of the growth-substances in potato tubers. Nature, 178 : 1075. — Wareing P. F., T. A. A. Nasr. (1961). Gravimorphism in trees. I. Effects of gravity on growth and apical dominace in fruit trees Ann. Bot., 25 : 321. — Went F. W. (1936). Allgemeine Betrachtungen über das Auxin-Problem. Biol. Zentrallbl., 56 : 449. — Went F. W. (1939). Some experiments on bud growth. Amer. J. Bot., 26 : 109. — Wickson M., K. V. Thimann. (1958). The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. Physiol. Plantarum, 11 : 62. — Wickson M., K. V. Thimann. (1960). The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. 2. The transport of IAA in pea stems in relation to apical dominance. Physiol. Plantarum, 13 : 539. — Wollgiehn R. (1961). Untersuchungen über den Einfluß des Kinetins auf Nucleinsäure- und Proteinstoffwechsel isolierter Blätter. Flora, 151 : 411. — Zimmermann W. A. (1936). Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Zeitschr. Bot., 30 : 209. — Zwar J. A., A. H. G. C. Rijven. (1956). Inhibition of transport of indole-3-acetic acid in the etiolated hypocotyl of *Phaseolus vulgaris* L. Austral. J. Biol. Sci., 9 : 528.

(Получено 1 X 1962).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Л. И. Сергеев, К. А. Сергеева, В. К. Мельников. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Башкирск. фил., инст. биолог., Изд. АН СССР, Уфа, 1961, 222 стр.

Специалисты, работающие по вопросам зимостойкости растений, знают книгу Л. И. Сергеева «Устойчивость растений», выпущенную издательством «Советская наука» в 1953 г.; в ней дается критика теорий, сводящих устойчивость растений к какому-либо одному «защитному» фактору, и рекомендуется на изменение устойчивости смотреть как на глубокую перестройку процессов обмена веществ в целом.

В рецензируемой монографии эти идеи получили дальнейшее развитие. Книга состоит из краткого предисловия, тринадцати глав, заключения, списка использованной литературы из 587 наименований, в том числе 420 отечественных и 167 зарубежных работ. Монография снабжена списком различных пород и сортов подопытных деревьев и кустарников (59 названий). В конце книги помещена статья Ю. З. Кулагина «Особенности водного режима деревьев и кустарников в связи с их зимостойкостью».

Книга является результатом шестилетних систематических исследований морфофизиологической периодичности и зимостойкости различных деревьев и кустарников, давших авторам ценный материал о зимостойкости многолетних растений в природных условиях Башкирии.

В первой главе «Проблема зимостойкости древесных растений» дается анализ основных положений проблемы зимостойкости растений, который привел авторов к совершенно правильному выводу об органической связи ультрамикроскопической структуры плазмы с процессами обмена веществ. Большая устойчивость структур при непрерывном их обновлении возможна только в связи с наличием процессов распада и синтеза, определенным образом направленных. Единство этих форм, на что правильно указывают авторы, и выражается в так называемой функциональной целостности органов.

«Зимневесенние повреждения растений в Башкирии» (вторая глава) описаны на материале Ботанического сада Башкирского филиала АН СССР (БФАН), дендрарий которого заложен в 1935 г. главным образом посевом семян из представителей дальневосточной и североамериканской дендрофлоры.

Наблюдения за различными сортами косточковых и семечковых пород и ягодных кустарников на протяжении четырех зим позволили авторам установить, что к наиболее распространенным видам повреждений относятся гибель генеративных почек, вымерзание однолетних побегов, а в наиболее суровые зимы — повреждение древесины и скелетных ветвей.

Третья глава «Периодичность годичного цикла развития древесных растений» посвящена описанию различных периодов в годичном цикле роста и развития древесных растений. Излагаются различные взгляды (Ю. Визнера, В. Иогансена, К. Перетолчина, В. Любименко, Г. Молиша, Л. Иванова, Г. Люндегорда, И. Шитта, П. Урсуленко и др.) по этому вопросу, дается критический разбор их и предлагается своя рабочая гипотеза о периодичности древесных растений в связи с их зимостойкостью. По этой гипотезе, годичный цикл развития древесного растения состоит из двух периодов вегетации и двух периодов «покоя». Первый период вегетации начинается весенним пробуждением и заканчивается начальными фазами формирования плодов. Он характеризуется наиболее интенсивным обменом веществ и быстрым ростом побегов. Второй период — период «скрытого роста», когда происходит заложение и дифференциация генеративных почек, вызревание плодов и тканей и подготовка к зиме. Данный период сменяется так называемым периодом «глубокого» или «органического покоя».

Годичный цикл заканчивается четвертым периодом, который в биологии получил название периода «вынужденого покоя».

Правильным в данной схеме является акцентировка на необходимости сосредоточить внимание на физиологическом изучении периода «вынужденного покоя», во время которого больше всего гибнут растения. Для подтверждения правильности предлагаемой схемы требуются дальнейшие исследования и на большем числе различных растений.

С четвертой главы «Особенности вегетации и рост побегов» начинается изложение результатов собственных исследований авторов. Различные фенофазы растений отличаются интенсивностью и характером обмена, поэтому должна существовать и связь между этими особенностями вегетации и устойчивостью растений. По материалам монографии видно, что набухание генеративных и вегетативных почек и завершение облиствения у большинства зимостойких пород начинаются на 7—10 дней раньше, чем у незимостойких. Однако в литературе преобладает иное утверждение, а именно, что наиболее зимостойкие растения при зимних оттепелях и весной дольше сохраняют состояние покоя, т. е. требуют большей суммы тепла для своего пробуждения, чем незимостойкие.

«Дифференциация генеративных почек» (пятая глава) представляет важнейший этап в онтогенезе древесных растений и связана с переходом растения от одного физиологического состояния в другое. В литературе существует мнение, что зимостойкость генеративных почек зависит от степени их дифференциации. Авторы монографии на основании своих собственных наблюдений и литературных данных показывают, что степень дифференциации генеративных почек, уходящих в зиму, не всегда коррелируется с их зимостойкостью, так как на зимостойкость оказывает влияние также и возрастное состояние клеток (степень вакуолизации).

Наблюдения и выводы правильные, однако они недостаточны для объяснения большого разнообразия явлений. Растения могут зимовать в самых различных фазах, даже во время цветения, если выработают способность снижать физиологическую активность; последнее следует всегда учитывать при подобных исследованиях.

В главе шестой «Некоторые вопросы водного режима» содержится богатый материал о положительной корреляции связанной воды с водоудерживающей способностью клетки и степенью гидрофильности коллоидов с зимостойкостью древесных пород. Ценность данных наблюдений повышается круглогодичностью наблюдений. Особых замечаний данная глава не вызывает.

Глава седьмая — «Фотосинтез и дыхание». Влияние света на зимостойкость растения несомненно, и по этому вопросу имеется значительная литература. Однако механизм действия света на изменение устойчивости растений совершенно не раскрыт. Авторами показана связь повышенной интенсивности фотосинтеза с пониженной зимостойкостью растений.

Недостатком данной главы следует считать рекогносцировочный характер исследования фотосинтеза, без достаточной увязки с другими сторонами жизни растений. Авторам рецензируемой монографии в их исследованиях надлежало бы глубже изучить действие фотопериодизма, связать его с процессами обмена веществ и не ограничиваться только количественным определением интенсивности фотосинтеза.

Наблюдения авторов на большом числе различных пород и сортов древесных растений (эта же глава) в согласии с наблюдениями других ученых показали обратную корреляцию между интенсивностью дыхания и состоянием устойчивости. Однако наибольшая ценность рецензируемой книги — в попытке одновременно с дыханием проследить динамику работы дыхательных ферментов. Данных такого рода чрезвычайно мало, а между тем изучение энергетической стороны процессов обмена в связи с изучением зимостойкости чрезвычайно ценно. Экспериментальные материалы монографии показывают, что в течение годичного цикла не только изменяется активность одного и того же фермента, но происходит также замена одного дыхательного фермента другим, этот вывод соответствует данным других исследователей.

Приходится пожалеть только о том, что в работе авторов не исследовалась аскорбиноксидаза — одна из наиболее распространенных терминальных оксидаз растений, а также не сделана попытка проследить дегидразную активность.

Восьмую главу — «Превращение углеводов», по нашему мнению, следует считать одной из центральных в монографии, так как в ней приводятся ценные результаты по биохимии зимостойкости, все еще редкие в нашей и зарубежной литературе. С сезонной динамикой углеводов в зимующих растениях связаны важнейшие процессы обмена, а следовательно и деятельность ферментов этой группы. Достаточно убедительно показана ритмичность в динамике главнейших углеводов растений в течение года. Главным образом на динамике крахмала и олигосахаров вскрываются глубокие изменения характера углеводного обмена в годичном цикле. Здесь особенно выделяется период наиболее суровых испытаний организма. Это время характеризуется (у зимостойких пород) исчезновением крахмала, накоплением сахарозы и других олигосахаров. Надо полагать, что в сложном узле взаимопревращения углеводов находится один из главнейших механизмов зимостойкости растений. Этой стороне вопроса в монографии уделено соответствующее внимание. Однако работа зачительно выиграла бы в том случае, если бы авторы, наряду с количественными определениями углеводов, сделали попытку подойти к изучению активности ферментов, ответственных за динамику этих углеводов. По нашему убеждению, в вопросе изучения зимостойкости растений необходимо решительнее применять методы динамической биохимии.

Вопросы азотного обмена (девятая глава) относятся к важнейшей стороне изучения зимостойкости растений. Существуют различные подходы и методы изучения этого вопроса, вследствие чего в литературе накопился противоречивый материал. Имеются попытки найти связь между зимостойкостью и небелковыми формами азота или общим количеством белка. За последнее время начинает привлекать внимание специалистов растворимая форма белка как фактор устойчивости.

В монографии демонстрируется связь между динамикой азотсодержащих соединений и зимостойкостью. Содержание общего и белкового азота в генеративных почках зимостойких растений, как правило, выше, чем у незимостойких. Эти особенности авторы увязывают с большей водоудерживающей способностью и коллоидной устойчивостью тканей зимостойких пород и сортов. При изучении динамики азотсодержащих ферментов совершенно не затрагивается, к сожалению, активность протеолитических ферментов, занимающих ключевые позиции в биохимии зимостойкости растений.

В десятой главе «Изоэлектрическая точка и рибонуклеиновая кислота в генеративных почках» мы имеем пример приложения биофизических методов в раскрытии физиологических явлений. Ценность наблюдений авторов монографии в том, что изменение устойчивости растений (ИЭТ) они связывают с таким важнейшим соединением, как РНК, и с активностью рибонуклеазы. Эти, сравнительно небольшие исследования позволили все же установить связь таких явлений, как изменение ИЭТ и изменение активности рибонуклеазы, с активностью ростовых процессов и зимостойкостью.

Глава одиннадцатая — «Изучение интенсивности физиологических процессов в течение вегетации и в период «глубокого покоя» с помощью радиоактивных изотопов». Испытание скорости передвижения изотопов фосфора и серы в растениях как индикаторов интенсивности физиологических процессов показало полную пригодность этого метода не только для учета изменений интенсивности процессов в онтогенезе, но и для установления степени зимостойкости различных растений. По передвижению изотопов было установлено, что в начале вегетации наибольшая активность физиологических процессов наблюдалась у более зимостойких растений. В конце же вегетации при устойчивом снижении температур у зимостойких растений передвижение изотопов резко падает, а затем прекращается полностью.

Глава двенадцатая — «Необходимый этап онтогенеза генеративных почек». Растения холодных и умеренных климатических зон в своем годичном цикле имеют периоды сильного ослабления интенсивности обмена веществ и прекращения роста под влиянием пониженных температур. Авторы монографии приводят большой материал по ряду древесных растений о необходимости этих периодов, без которых дальнейший нормальный рост и развитие невозможны.

По материалам этой главы необходимо заметить, что изучение этапов онтогенеза по внешним проявлениям должно сопровождаться попыткой подойти к изучению внутреннего механизма и к раскрытию биохимических закономерностей этого явления.

В последней главе — «Особенности годичного цикла развития древесных пород и методы диагностики на зимостойкость» — авторы обобщают изложенный в предыдущих главах материал и находят ценные связи зимостойкости с различными морфофизиологическими показателями, обращая внимание прежде всего на вскрытие различий зимостойких и незимостойких пород в условиях лесостепи Башкирии. Авторы, решая эти задачи в рамках принятых ими четырех периодов годичного цикла развития древесных растений, устанавливают ряд особенностей и закономерностей. Глава заканчивается описанием и оценкой более доступных приемов диагностики зимостойкости плодовых растений, что может оказать несомненную практическую помощь работающим в области зимостойкости.

Статья Ю. З. Кулагина «Особенности водного режима деревьев и кустарников в связи с их зимостойкостью», помещенная в конце брошюры, является полезным дополнением к монографии; она расширяет представление о водном режиме зимостойких многолетних растений.

Указанные в отдельных главах недостатки ни в какой мере не снижают большой ценности монографии. Рецензируемая книга представляет собою попытку комплексного изучения вопросов зимостойкости растений. Особенно ценным следует считать круглогодичность исследования, чего не достает большинству работ по зимостойкости растений. Авторы своим примером раскрытия тесной связи зимостойкости растений с годичными циклами делают ценный вклад в методологию изучения устойчивости, ориентируя исследователей на более верный и надежный путь изучения природы зимостойкости растений.

Н. И. Белкин.

(Получено 6 VIII 1962).

Konrad Mengel. Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Veb Gustav Fischer Verlag, Jena. **Конрад Менгель.** Основы питания растения.

Проблема питания растений, важность которой как для теоретической биологии, так и для практики сельского хозяйства неоспорима, является очень многосторонней. Она затрагивает вопросы, связанные с химическими процессами в почвах, адсорбцией, выветриванием первичных минералов, микробиологическими почвенными процессами, и, с другой стороны, вопросы физиологической деятельности растения, обмена веществ и биохимических процессов, совершающихся в ходе этого обмена. Правильное понимание проблемы, дающее возможность активно вмешиваться в питание растений и направлять его в нужную сторону, требует учета всех этих процессов в их взаимосвязи. Необходимо добиваться проникновения в тонкие детали указанных явлений, так как эти детали могут иметь большое значение для решения проблемы в целом.

Книга д-ра К. Менгеля является с этой точки зрения удачной попыткой дать общее представление о проблеме питания растений. Книга представляет собой учебное пособие для приступающих к изучению указанной проблемы, что обусловливает известную элементарность изложения и введение ряда разделов, в которых кратко и популярно излагаются общеизвестные понятия физической и коллоидной химии. Это не снижает научной ценности книги, написанной на уровне современных познаний почти во всех затронутых областях.

Книга состоит из двух частей. В первой из них дается общее понятие о питании растений, химических процессах в почве, а также о физиологических и биохимических процессах в растении, имеющих значение для обсуждаемой проблемы. Вторая часть построена по принципу ознакомления с отдельными химическими элементами, имеющими значение в питании растений.

В тех разделах первой части, которые относятся к почвенным процессам, автор уделяет основное внимание доступности питательных веществ в связи с химическими формами, в которых они находятся в почве. Много места отводится теории адсорбции и ионного обмена на поглощающем комплексе почвы. Даются сведения о реальных закономерностях адсорбции ряда ионов, имеющих значение для питания растений, на различных типах почв. Затрагиваются также вопросы о роли выветривания для освобождения питательных элементов, прочно связанных в первичных минералах почвы и подстилающих пород. Дано краткое обсуждение химических и биологических методов определения доступных питательных элементов почвы.

Основное внимание автор уделяет вопросам обмена веществ в биохимическом аспекте, что, безусловно, является оправданным. По мере углубления наших знаний об отдельных деталях сложной сети биохимических процессов живой ткани меняются представления о роли многих физиологически важных элементов. Общие соображения о влиянии тех или иных ионов на коллоидные свойства и проницаемость плазмы все более сменяются точными сведениями об участии их в отдельных стадиях обмена веществ, главным образом путем воздействия на ферментные реакции. К такому подходу и стремится автор, используя новейшие сведения, полученные в этой области. Книга знакомит читателя с основными процессами, происходящими в живой растительной ткани. Сюда включены фотосинтез, гликолиз, цикл трикарбоновых кислот, прямое окисление глюкозы, окислительное фосфорилирование, синтез высокомолекулярных углеводов, синтез жиров и белковый обмен. Этим разделам предпослано изложение основ современной энзимологии, необходимых для понимания перечисленных биохимических циклов. Отдельные главы, посвященные этим циклам, хорошо иллюстрированы схемами последовательности соответствующих биохимических реакций. При этом сообщаются сведения о ферментах, катализирующих эти реакции, и о локализации некоторых из этих реакций в различных частях растения или растительной клетки.

Излагая современные взгляды на процессы обмена веществ, автор постоянно обращает внимание на ту роль, которую играют в них необходимые для питания растений элементы.

Следует отметить, что хорошее изложение основ физиологии и биохимии растений дает возможнсcть использовать книгу как пособие также и для изучающих указанные дисциплины, что вполне справедливо отмечает автор в своем предисловии.

Вторая часть знакомит обучающихся с отдельными физиологически важными элементами. Каждому из этих элементов, в том числе и микроэлементам, посвящена отдельная глава. Рассматривается их поведение в почве, усвоение, транспорт и специфическое значение для жизнедеятельности растений. Изложение этих вопросов тесно увязано со сведениями, данными в первой части книги. Автор касается также вопросов влияния отдельных элементов на количество и качество урожая, способов удобрения ими культурных растений и признаков их недостаточности.

В заключение второй части рассматриваются некоторые элементы, оказывающие на растения повреждающее действие.

Приложенный указатель литературы, использованной при написании книги, содержит 610 наименований, главным образом работы 1955—1960 гг. Следует отметить, что в списке литературы автор не приводит более ранних классических трудов по ряду обсуждаемых им вопросов. Примером могут служить работы К. К. Гедройца относительно поглощающего почвенного комплекса, каковым понятием К. Менгель широко пользуется, или работы Б. П. Никольского относительно закономерностей ионного обмена, в которых дается более строгий вывод используемого Менгелем уравнения изотермы ионного обмена. Совсем не упоминаются классические работы Д. Н. Прянишникова по азотистому обмену у растений и две великолепные сводки проф. Д. А. Сабинина по минеральному питанию и по всей проблеме питания растений.

К недостаткам книги следует отнести слишком сжатое изложение такого важного вопроса, как синтез белка, к тому же автором используется устаревшая теория предварительного построения на матрице углеродного скелета белковой молекулы. В этой главе говорится о роли нуклеиновых кислот в белковом синтезе, но не нашли отражения современные идеи о роли ДНК как хранительницы наследственной информации и о роли РНК как передатчика этой информации и матрицы для непосредственного построения белковой молекулы.

Физиологическая роль отдельных необходимых микроэлементов представлена слишком неполно. Автор не использует современные данные о способах участия в энзиматических реакциях некоторых микроэлементов, например цинка и меди. Указаны только два содержащих медь фермента, на самом же деле таких ферментов значительно больше: лакказа, бутирил-СоА — дегидрогеназа, цитохром С—оксидаза, нитритредуктаза, ДПН · Н-оксидазный комплекс и другие. Цинк является необходимой составной частью многих дегидрогеназ. Во многих главах книги говорится только об активации энзиматических реакций ионом соответствующего микроэлемента, в то время как известен механизм его включения в реакцию.

Автор не касается значения кобальта в процессах фиксации молекулярного азота клубеньковыми и свободноживущими микроорганизмами. Слабо освещена также физиологическая роль бора.

В книге уделено недостаточно внимания практическим вопросам применения микроэлементов и совершенно не освещен большой опыт, имеющийся по этому вопросу в Советском Союзе.

Слабо освещен такой важный для проблемы питания растений вопрос, как биохимия почвы. Живые организмы, населяющие почву, непрерывно синтезируют и разрушают физиологически активные вещества: витамины, стимуляторы роста, антибиотики. В биологически активной и плодородной почве всегда находят сложный комплекс этих веществ, оказывающий положительное воздействие на растения. Ризосфера культурных растений содержит значительно больше биотических веществ, чем почва, удаленная от корневой системы. Для нормального развития корневой системы многих растений необходимы различные витамины, которые могут быть получены не только из других частей растения, но и из почвы. Имеются сведения, что различные биотические вещества, внесенные в питательную среду, могут значительно повысить урожай.

Крайне ограниченные сведения об этой стороне питания растений, приводимые в книге К. Менгеля, не соответствуют, по нашему мнению, важности этой проблемы.

Перечисленные недостатки не снижают ценности книги как учебного пособия для изучающих основы питания растений, а также физиологию и биохимию растений. Выход в свет этого издания можно только приветствовать и, по нашему мнению, его необходимо перевести на русский язык.

А. В. Косицын и М. Я. Школьник.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 X 1962).

ОХРАНА ПРИРОДЫ

НЕОБХОДИМО ВОССТАНОВИТЬ ЗАПОВЕДНИК В ЖИГУЛЯХ

С 3 рисунками

В нашей стране проводится огромная работа по выявлению и охране новых памятников природы, ценных в научном и эстетическом отношении. Наряду с этим нередки случаи, когда охране достаточно широко известных объектов не уделяется должного внимания, в результате чего уникальные природные комплексы постепенно и безвозвратно утрачивают свое значение и вместе с этим исключается преемственность проводившихся там раньше исследований.

Характерным примером являются Жигули на Волге, составляющие часть Самарской Луки. Названия «Жигули» или «Жигулевские горы» относятся к северному краю Самарской Луки шириной 3—5 км, который, будучи сильно изрезан многочисленными глубокими каньонообразными оврагами, круто обрывается к урезу Волги. Этот крутой склон, изрезанный оврагами, производит впечатление гряды гор, благодаря чему натуралисты сравнивают Жигули с Крымом, Кавказом, Уралом, называют миниатюрной «горной страной» или русской «Швейцарией». Действительно, горы, покрытые лиственным и хвойным лесом (рис. 1), с причудливыми каменистыми вершинами, обнажениями известняков и доломитов необычайно колоритны и живописны.

В соответствии с местными климатическими особенностями, спецификой гидрологии и почв, растительный мир Жигулей отличается своеобразием. На скелетных недоразвитых почвах гор с близким залеганием доломитов произрастает лишь травянистая растительность, представляющая формацию «каменистых степей». Хотя травянистая растительность Жигулей состоит в основном из представителей лесостепной зоны, но в то же время имеет ряд существенных отличий. Обращает на себя внимание реликтовый характер флоры, что отмечалось Р. И. Аболиным (1910) и И. И. Спрыгиным (1929, 1930а, 1930б, 1936, 1941). Данные спорово-пыльцевых анализов, произведенных в последнее время (Обедиентова, 1953), подкрепляют эту мысль геоботаников фактическим палеоботаническим материалом. И. И. Спрыгин полагает, что из 680 зарегистрированных в Жигулях видов высших растений не менее 100 интересны в геоботаническом отношении. В их числе [1] реликты третичной эпохи (*Juniperus sabina* L., *Knautia tatarica* [L.] Litw., *Anemone altaica* Fisch., *Laser trilobum* [L.] Borkh., *Globularia willkommi* Nym. и др.), ледникового периода (*Helictotrichon desertorum* [Less.] Pilger и др.), ксеротермического периода (*Eurotia ceratoides* [L.] C. A. M., *Ephedra distachya* L. и др.). Очень показательно наличие эндемичной флоры: *Astragalus zingeri* Korsh., *Thymus zheguliensis* Klok. et Schost., *Koeleria sclerophilla* Smirn., *Agropyron pruiniferum* Nevski. Характерно, что во флоре Жигулей одновременно представлена и растительность севера (*Arctostaphylos uva-ursi* [L.] Spreng., *Maianthemum bifolium* [L.] Fr. Schmidt, *Circaea alpina* L., *Pyrola virescens* Schweigg.), элементы флоры южных степей и полупустынь (*Artemisia salsoloides* Wills., *Kochia prostrata* [L.] Schrad., *Ranunculus polyanthemus* L.), горной растительности (*Aster alpinus* L.), а также камнелюбы (*Alyssum tortuosum* W. et K., *Polygala sibirica* L.).

Наряду с травянистой растительностью большой интерес представляют сосняки, березняки, дубравы и липовые леса заповедника.

На слабо развитых карбонатно-перегнойных, маломощных и щебенчатых почвах с гумусовым горизонтом произрастают участки соснового леса, часто ленточного расположения. Наиболее плодородные почвы — темно-серые, перегнойно-карбонатные и черноземовидные — заняты широколиственными древесными породами.

Отмечая пыльцу сосны, березы и представителей травянистой растительности во всех исследованных почвенных разрезах начиная с конца плиоцена, Обедиентова приходит к выводу о безусловном существовании в Жигулях в прошлом растительных формаций, близких к современным соснякам, березнякам и каменистым степям, начиная с начала четвертичного периода. Таким образом, Жигули рассматриваются как один из очагов распространения растительности в послеледниковое время (Семенова-Тян-Шанская, 1957), как естественный флористический музей.

Животному миру Жигулей, как и растительному, свойственна не меньшая примечательность (Снегиревская, 1951). Тут отмечаются обитатели южных степей и полупустынь (насекомые — богомол, трубачек; млекопитающие — слепец, слепушонка, песчаный барсук), а также представители фауны северных областей (насекомые — сибирская жужелица, чернотелка, щелкун; млекопитающие — сибирская полевка). Необычна находка в Жигулях узорчатого полоза (Башкиров, 1935).

---

[1] Все латинские наименования приводятся по «Определителю» П. Ф. Маевского изд. 8, 1954 г.

Дальнейшие исследования современной флоры и фауны заповедника безусловно внесут много нового и полезного в дело познания истории флоры нашей страны.

Мы привели далеко не полный перечень особенностей природы Жигулей, углубленное изучение которых только начато. Достаточно сказать, что по Жигулям опубликовано всего лишь 19 работ, из них 12 затрагивают флору и 7 фауну Жигулей; в числе этих немногих работ есть и совсем небольшие заметки. (Мы не касаемся большого числа публикаций геологического и физико-географического характера, появление которых связано с широким промышленным освоением недр и энергетических ресурсов Волги).

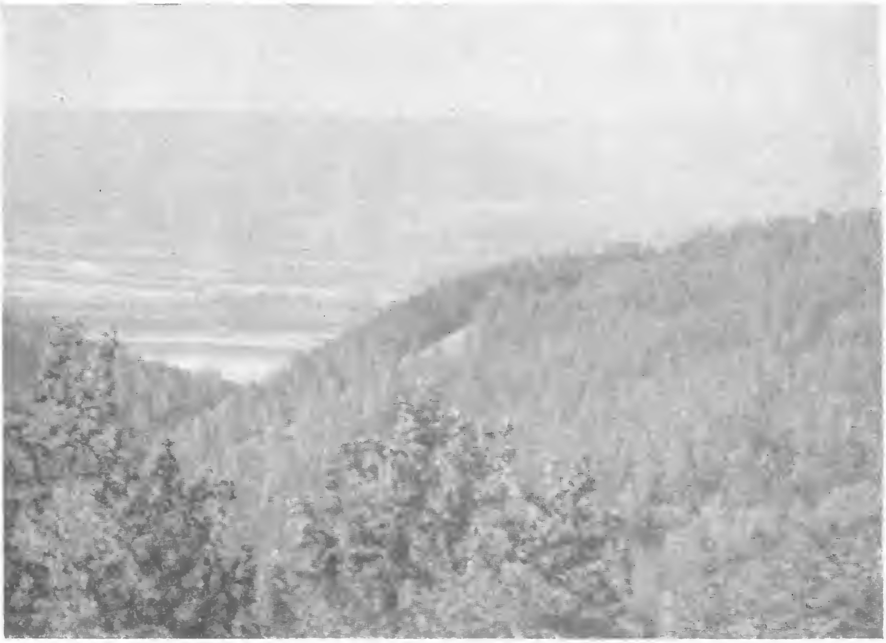


Рис. 1. Горные боры в Жигулевских горах; вид на левобережное Заволжье.

Но и то немногое, что известно о природе Жигулей, было обязано своим появлением работам заповедника, бывшего в Жигулях в недавнем прошлом. В. Н. Сукачев (1914), обращая внимание натуралистов на Жигули, еще до революции высказал мысль о необходимости создания тут заповедника. Очевидно, что до революции эти земли, принадлежавшие царской семье и графу Орлову-Давыдову не могли стать народным достоянием, несмотря на усилия членов пензенского Общества любителей естествознания, пытавшихся учредить заповедники в Поволжье и Заволжье. После Октябрьской революции, по инициативе того же Общества, в период с 1919 по 1925 г. создается группа участков Средне-Волжского заповедника, в число которых был включен в 1928 г. Жигулевский участок площадью около 3 тыс. га. Выбор участка производился специально созданной экспедицией, возглавляемой проф. И. И. Спрыгиным. Впоследствии Жигулевский заповедный участок расширился. К нему были присоединены в 1932 г. волжские острова Середыш и Шалыга, а затем и еще некоторые смежные площади. В 1937 г. площадь Жигулевского заповедного участка составляла 22.5 тыс. га, а Средне-Волжский заповедник был переименован в Куйбышевский с управлением в пос. Бахилова Поляна. До момента закрытия Куйбышевского заповедника (в 1951 г.) в нем широко проводилась научно-исследовательская работа. М. В. Золотовским было произведено описание растительности (1939 г.), но рукопись не была опубликована и, по-видимому, утеряна. Можно догадываться, что и научное наследство И. И. Спрыгина, отдавшего много сил и времени изучению флоры Среднего Поволжья, гораздо шире, чем это известно из опубликованных работ. В заповеднике выполнялось значительное число работ фаунистического характера (А. Р. Деливрон, А. С. Чистовский, Е. М. Снегиревская, И. И. Миролюбов, П. А. Положенцев, П. Б. Юргенсон), которые, к сожалению, до сих пор не опубликованы и не доступны широкому кругу научных работников.

Закрытый в 1951 г. Куйбышевский заповедник был восстановлен в 1959 г. под именем Жигулевский, об организации его сообщалось в печати (Краснитский, 1960 г.), но спустя два года он был закрыт, а его территория передана местному лесхозу.

В связи с этим представляет интерес оценить период отсутствия режима заповедности в Жигулях и дать оценку хозяйственной деятельности под углом зрения интересов охраны природы. Прежде всего необходимо отметить интенсивное развитие в последние годы индустрии в Жигулях, там сооружена, например, Волжская ГЭС им. В. И. Ленина, намечено строительство второй гидроэлектростанции на Самарской Луке в районе села Переволоки, а также быстро развиваются нефтяная промышленность, производство строительных материалов и др.

Изменение гидрологического режима Волги в связи с сооружением плотины пока не оказывает заметного влияния на растительность и наземную фауну. Однако создание энергетической базы и различных отраслей промышленности определило возникновение ряда населенных пунктов, потребовало сооружения многочисленных дорог, электролиний и т. п. В связи с этим целый ряд ценных природных участков уже теперь потерял свое научное значение (например, территории, граничащие с пос. Зольное, начиная от Стрельной горы).

В последние годы в Жигулях на базе местного лесхоза создан леспромхоз с обширной программой заготовки и переработки древесины. По собранным нами учетным данным лесхоз и леспромхоз осуществляют рубки, в 2—3 раза превышающие размер годичного прироста насаждений. Начиная с 1959 г. по документальным данным в лесхозе ежегодно вырубается до 500 га леса с объемом древесины около 120 тыс. м^3, в то время как прирост лесов едва достигает 45 тыс. м^3. В этот объем включены и так называемые лесовосстановительные рубки, в местной практике ничем не отличающиеся от сплошнолесосечных, если не считать самого названия. Широко практикуется рубка так называемых «перестойных», а на деле совсем не старых насаждений ценных пород, в возрасте едва превышающем 60 лет. В результате этого заготавливается преимущественно мелкомерная, дровяная древесина. Интенсивной рубке подвергаются насаждения с участием дуба на южных окраинах Жигулей. Вопреки лесохозяйственным правилам официально разрешена вырубка опушечной стены леса с выходом на открытые пространства. Это препятствует естественному возобновлению дуба, распространение которого в Жигулях и без того сравнительно невелико.

Особенно интенсивно вырубаются липняки. Возраст рубки этих насаждений, установленный с недостаточным обоснованием, искусственно занижен и в результате заготавливается преимущественно мелкая древесина, которая у этой породы в таких сортиментах почти не представляет ценности. Рубка липы происходит явно без учета широчайших возможностей использования ее нектароносной способности и интересов рационального использования древесины. Об этом говорит большое количество заготовленной несколько лет тому назад древесины, гниющей сейчас на лесосеках. Объемы лесовосстановительных мероприятий в Жигулях и их эффективность незначительны, а некоторые из них совсем нежелательны в связи с реликтовым характером растительности.

Под влиянием рубок широко распространена смена пород — дубовые, кленовые и липовые насаждения сменяются осиновыми. Семенной лес сменяется малоустойчивым низкоствольником, недолговечным и низкотоварным.

В то же время специальный анализ динамики лесного фонда показал, что за 17 последних лет дуб, сосна и другие ценные породы в Жигулях в условиях заповедного режима хотя и медленно, но уверенно восстанавливают занимаемую ими раньше территорию. Дополнительное использование специальных приемов при рубках ухода в насаждениях с участием ценных пород и повышение возраста рубки значительно ускорили бы восстановление первичных фитоценозов и повысили бы ценность леса.

Резкое нарушение растительных комплексов и недостатки в охране природы вызвали изменения в составе фауны. Из Жигулей практически исчез пятнистый олень, успешно акклиматизированный тут в 1938 г. Исчезли и такие аборигенные представители фауны, как горностай и тетерев-косач. Давно уже не отмечаются встречи с красной уткой и черным аистом. Совсем редки стали обычные в недавнем прошлом рябчик, глухарь и куропатка, резко снизилась численность куницы. Временные лесные водоемы-снежницы — единственные места водопоя диких животных, используются леспромхозом для мочки липового луба. Склоны гор, в том числе и каменистые степи с присущими им реликтами и эндемиками используются вблизи населенных пунктов под бессистемный, никем не регламентируемый выпас мелкого скота, главным образом коз.

Таким образом, с ликвидацией Жигулевского заповедника на его территорию распространились такие хозяйственные мероприятия, которые исключают возможность сохранения древних, редких и ценных видов растений и животных, не говоря уже о сохранении комплексов природы в целом. Неповторимость Жигулевской природы в лесостепной зоне, ее значение как натурального музея и ценнейшей естественной лаборатории определяют единственный вывод о необходимости обязательного восстановления здесь заповедника, поскольку отсутствие специального режима хозяйства и охраны приведет в дальнейшем к окончательной и невосполнимой утрате уникальнейших элементов природы.

Площадей, сохранивших свой естественный облик в Жигулях остается совсем немного, но тем больше должно быть проявлено заботы об их охране. К таким участкам прежде всего следует отнести территорию Жигулей от пос. Моркваши до пос. Бахилова Поляна, ограниченную на севере Волгой, а на юге автодорогой Жигулевск—село Бахилово. Это единственный на всем протяжении Жигулей берег Волги, не затронутый нефтепромыслами и добычей известкового камня, с горными ленточными борами, легендарным утесом Шелудяк и участками лесостепных дубрав. Не потерял еще своего значения и так называемый «Старый заповедный участок», включающий в себя Холодный овраг, Стрельную гору и Малую и Большую Бахиловы горы (рис. 2 и 3). Безусловную ценность представляет также район Ширяевского и Кочкарного оврагов

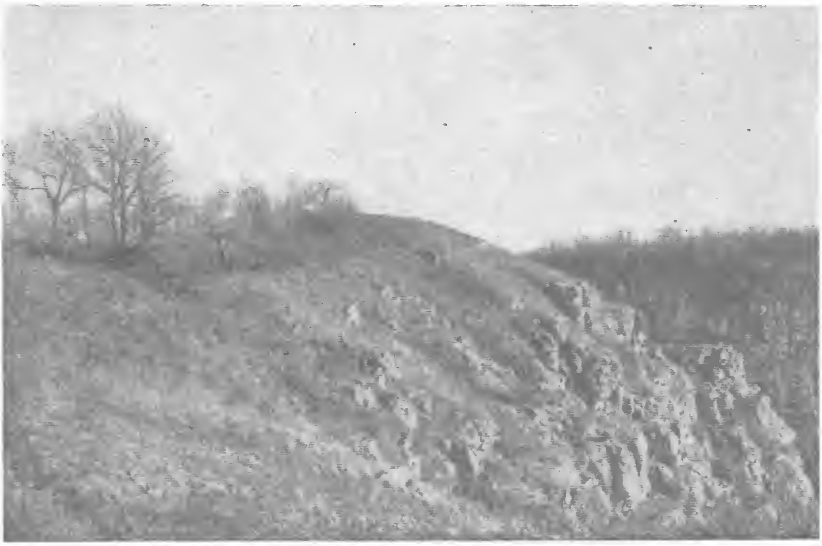


Рис. 2. Участок каменистой степи на Малой Бахиловой горе в Жигулях.

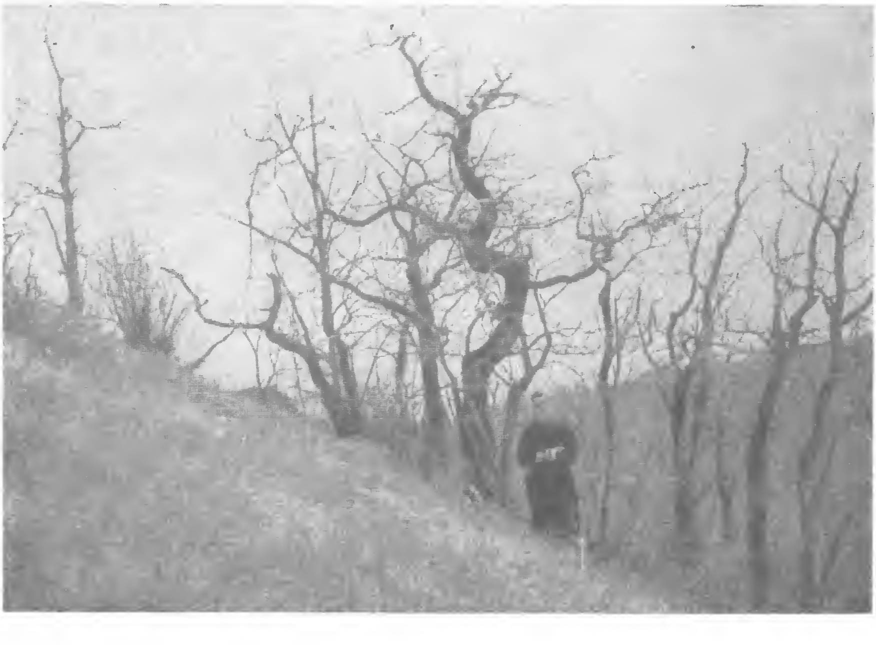


Рис. 3. Пристепная дубрава на Большой Бахиловой горе в Жигулях.

с произрастающими там сложными сосняками, дубравами лесостепного типа и липовыми лесами, с единственным в Жигулевских горах родником «Каменная чаша». Наконец строгой охране подлежат волжские острова Середыш и Шалыга — места гнездования водоплавающей дичи, нереста промысловых рыб, острова, на которых могут быть проведены ценнейшие наблюдения за формированием и строением биоценозов.

Необходимость охраны природы Жигулей и создание там заповедника обосновывались отечественными учеными неоднократно (В. Н. Сукачев, 1914; В. И. Прокаев, 1955; А. М. Семенова-Тан-Шанская, 1957; Е. М. Лавренко и др., 1958), что еще раз указывает на необходимость принятия безотлагательных мер по восстановлению Жигулевского заповедника.

Необходимо, чтобы сохраненная и приумноженная природа древних Жигулей составила прекрасное обрамление промышленным новостройкам Поволжья и демонстрировала бы тем самым пример заботливого ленинского отношения к природе и ее памятникам.

Литература

Аболин Р. И. (1910). Некоторые данные о лесных и других растительных формациях Жигулевских гор Симбирской губернии. Лесн. журн., 40, 3. — Башкиров И. (1935). Реликтовые элементы в фауне Жигулей. Бюлл. МОИП, XIX, 5. — Бельский П. С. (1951). Куйбышевский заповедник. Заповедн. СССР, 1. — Лавренко Е. М., В. Г. Гептнер, С. В. Кириков и А. Н. Формозов. (1958). Перспективный план географической сети заповедников СССР. Охр. прир. и заповедн. дело в СССР, Бюлл. № 3. — Обедиентова Г. Ф. (1953). Происхождение Жигулевской возвышенности и развитие ее рельефа. Тр. Инст. географ. АН СССР. Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР, I. — Прокаев В. И. (1955). Термические аномалии в долинах Жигулевских гор. Природа, 11. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1957). Материалы к распределению сосновых лесов Приволжья. Тр. Бот. Инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 11. — Снегиревская Е. М. (1951). Куйбышевский госзаповедник. В сб.: Природа Куйбышевской области. — Спрыгин И. И. (1929, 1930а). Жигулевский заповедник. Охр. прир., 3. — Спрыгин И. И. (1930б) Растительный покров Средне-Волжского края. — Спрыгин И. И. (1936). О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. Уч. зап. Казанск. унив., 96, 6. — Спрыгин И. И. (1941). Реликтовые растения Поволжья. В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1. — Сукачев В. Н. (1914). Об охране природы Жигулей. Зап. Симбирск. общ. естествоисп., 2.

А. М. Краснитский.

Центрально-Черноземный
государственный заповедник
им. проф. В. В. Алехина.

(Получено 8 V 1962.)

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ПАМЯТИ ЕЛИЗАВЕТЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ БУШ

(14 II 1886—12 IX 1960)

12 сентября 1962 г. исполнилось два года со дня кончины доктора биологических наук, старшего научного сотрудника Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) Елизаветы Александровны Буш.

В лице Е. А. Буш советская ботаническая наука потеряла одного из представителей старшего поколения ботаников, которое, начав работать в начале века, сумело провести свои знания, опыт и преданность науке через длинный ряд лет и испытаний и найти место в активной научной и общественной жизни социалистической Родины. Е. А. была одной из первых женщин, получивших высшее образование в царской России и всецело посвятивших свою жизнь научной работе.

Е. А. Буш родилась 14 II 1886 в с. Людиново Калужской губернии в семье инженера-народовольца А. М. Эндаурова. Влияние родителей, прогрессивных людей своего времени, способствовало формированию основных черт характера Е. А.: высокого гуманизма, принципиальности, обостренного чувства долга и самозабвенной преданности науке. Эти качества, так же как и необычайную целеустремленность и прямоту в обращении с людьми, Е. А. сохранила в течение всей своей жизни.

Окончив в 1904 г. частную гимназию в г. Орле, она поступила в С.-Петербурге на Высшие Стебутовские сельскохозяйственные курсы, в то время заменявшие для женщин сельскохозяйственный институт. Первые самостоятельные исследования по флоре Сапожковского уезда Рязанской губернии были проведены Е. А. еще в студенческие годы. В 1907 г. для сбора материалов по дипломной работе она посетила Северный Кавказ. Встреча в Теберде с Николаем Адольфовичем Буш, в то время еще молодым, но уже известным ботаником, женой которого она стала в 1908 г., определила дальнейшую судьбу Елизаветы Александровны. С тех пор и до конца своей жизни оба исследователя отдают все свои силы изучению флоры и растительности Кавказа. Единство научных интересов и взглядов, отличавшие их в течение всей совместной жизни и работы, нашло свое отражение и в оставленном ими научном наследии. Труды обоих исследователей теснейшим образом связаны между собой, значительная их часть была опубликована совместно.

С 1907 по 1939 г. они организовали 18 научно-исследовательских экспедиций по изучению флоры и растительности Кавказа. Часть экспедиций была проведена по поручению и на средства Русского Географического общества, часть по заданию и на средства Академии наук, а часть на личные средства обоих исследователей. Е. А. при этом брала на себя основные заботы по снаряжению экспедиций. Самые отдаленные и глухие уголки Кавказа, — Карачай, Дигория, Тушетия, Хевсурия, Кабардино-Балкария, Сванетия, Осетия, Алагез и др., — являлись районами их исследований. В этих местах почти нет ущелий, вершин и отдаленных горных селений, где не побывали бы Н. А. и Е. А. Буши. Одновременно оба они вели большую работу по систематике и флористике в Петербурге—Ленинграде, по созданию и расширению Кавказского гербария в Ботаническом музее Академии наук, а потом, после слияния Ботанического музея и Главного ботанического сада, в БИНе АН СССР. В этот период Елизаветой Александровной был осуществлен нелегкий труд по объединению коллекций этих учреждений в единый Кавказский гербарий Ботанического института АН СССР. Ею же была проведена в дальнейшем полная проверка всех определений этого гербария.

Уже с 1910 г. Е. А. начала принимать активное участие в критической обработке растений для издания «Флоры Кавказа» («Flora caucasica critica», а также для «Флоры Сибири и Дальнего Востока»). Для «Флоры Сибири и Дальнего Востока» ею монографически обработаны семейства *Ericaceae*, *Primulaceae* и *Diapensiaceae*. Позднее ею было описано много новых видов из различных семейств растений с Кавказа. Ряд вновь описанных кавказских видов назван ее именем — *Papaver lisae* N. Busch, *Alchemilla elisabethae* Juz., *Delphinium elisabethae* N. Busch, *Trifolium elizabethae* Grossh., *Lotus elisabethae* Opperm. В предвоенные годы Е. А. участвует в подготовке рукописи XVIII тома «Флоры СССР», для которого она успевает закончить обработку ряда родов сем. вересковых. В 1934 г. Президиум АН СССР присудил ей за совокупность трудов, без защиты диссертации, степень доктора биологических наук, а в июне 1940 г. Высшая аттестационная комиссия присвоила ей звание профессора.

Н. А. и Е. А. играли заметную роль в жизни ботанической общественности. Квартира Бушей в Ленинграде в течение многих лет являлась как бы штабом для всех ботаников, занимавшихся исследованием Кавказа. К ним приезжали и подолгу гостили ботаники из Грузии, Армении, Азербайджана. Здесь собирались сотрудники бывш. Ботанического музея АН и БИНа; сюда приходили студенты ЛГУ — ученики Николая Адольфовича. Н. А. и Е. А. с одинаковым радушием принимали у себя и ведущих ученых, и молодых начинающих ботаников, и скромных горцев-проводников, сопровождавших их экспедиции.

Начав свои исследования как флористы и систематики, Н. А. и Е. А. в последние десятилетия своей работы близко подошли к изучению растительного покрова в целом, и в первую очередь лугов и пастбищ высокогорий Кавказа. Их исследования по лугам Юго-Осетии и Балкарии явились первыми геоботаническими работами по этим автономным областям. Многолетний опыт работ в высокогорьях Кавказа приводит Н. А. и Е. А. Буш к убеждению в необходимости перехода к стационарным геоботаническим исследованиям. Понимая, что лишь на основе углубленного изучения растительного покрова может быть достигнуто необходимое для развития животноводства улучшение высокогорной кормовой базы, они начинают искать подходящее место для организации таких исследований. В 1935 г. они остановили свой выбор на местности Эрмани, расположенной в верховьях реки Б. Лиахвы в Юго-Осетинской автономной области Грузинской ССР. Решающую роль в этом выборе сыграли богатство названного района высокогорными лугами различных типов и разнообразие физико-географических условий. В 1936 г. здесь, у подножья Кёльского вулканического плато, на высоте 2240 м над ур. м. был основан Юго-Осетинский Горно-луговой стационар БИНа АН СССР. Основную работу по организации стационара провела Е. А. Главной задачей стационара его организаторы считали детальное изучение альпийских и субальпийских лугов для разработки научно обоснованных мер по улучшению высокогорных сенокосов и пастбищ. В том же 1936 г. на стационаре были начаты первые исследования по динамике развития субальпийских лугов, заложен питомник ценных дикорастущих кормовых трав, поставлены метеорологические наблюдения. Последние велись постоянно не только на метеостанции вблизи стационара, но и в разных точках на склонах и вершинах прилегающих ущелий. Е. А. занималась не только организацией научных исследований, но и взяла на себя нелегкое руководство всем хозяйством стационара. Со свойственной ей энергией, увлекая своим примером других, она принимала активнейшее участие во всех проводившихся работах, вплоть до строительства первого дома-лаборатории.

Под непосредственным руководством Е. А. на стационаре были начаты наблюдения за наиболее ценными в кормовом отношении растениями, ставились опыты по введению их в культуру. Одновременно велась работа по изучению биологии злостных сорняков субальпийских лугов (*Veratrum lobelianum* Bernh. и др.), прослеживалась динамика зарастания каменистых осыпей на Кёльском плато. С первых же дней существования стационара Е. А. вела работы по внедрению в условия высокогорий новых сортов пшеницы, картофеля и овощей, а также различных северных сортов ягодных культур.

Научно-исследовательская работа на Горно-луговом стационаре не прерывалась и в тяжелые годы Великой Отечественной войны. Н. А. Буш скончался в 1941 г. в г. Белозерске во время эвакуации по Мариинской системе из Ленинграда на Кавказ. Похоронив его и отстав от эшелона, Е. А. с большим трудом добралась до Юго-Осетии, ставшей с тех пор ее второй родиной.

С этого момента начинается новый, большой и трудный этап ее жизни, потребовавший от нее максимального напряжения как нравственных, так и физических сил. Она поселяется одна, высоко в горах в неприспособленном для житья летнем помещении стационара, отрезанная в течение долгих зимних месяцев от всех культурных центров, а временами и от соседней горной деревушки. Первая же суровая зимовка показала, какую упорную каждодневную борьбу и какой напряженный труд придется ей вести в этих условиях. Но это не сломило ее мужества, а лишь утвердило в намерении продолжать и развивать начатое дело. Расширение работ стационара как важнейшей базы по изучению высокогорных лугов Кавказа, его укрепление и сохранение становятся с тех пор смыслом ее жизни, и она вкладывает в это всю свою волю и всю свою поразительную энергию. В течение всех военных и первых послевоенных лет она одна вела всю научно-исследовательскую и организационную работу на стационаре, руководителем которого она была назначена после смерти Н. А. В это время Е. А. сама проводила все метеорологические наблюдения, и каждую ночь, в любую погоду, иногда вслепую, по канату, во время бушующей метели, шла снимать показания приборов. Все свои силы безраздельно она отдавала стационару, неся подчас совершенно непосильную нагрузку. Позднее она отказалась от возможности вернуться к удобствам ленинградской квартиры, к спокойной и привычной работе в гербарии БИНа. Лишь несколько раз побывала она с тех пор в Ленинграде, приезжая на короткий срок в БИН с отчетами о проделанной работе.

В послевоенные годы возобновился поток специалистов, студентов и аспирантов различных высших учебных заведений страны, приезжающих на стационар на летние полевые работы. Е. А. оказывается в центре этой молодежи, направляет их научные интересы, руководит их работами и увлекает своей горячей любовью к природе и растениям. В этот период еще отчетливее проявилось ее стремление связать свою научную деятельность с решением насущных практических задач. Большое внимание она уделяла вопросам коренной переделки лугов, испорченных бесхозяйственным использованием, подбирая для этого наиболее ценные в кормовом отношении виды местных трав, приспособленные к суровым условиям высокогорий. Ей удалось сформировать высокопродуктивные и устойчивые луговые ценозы, средняя урожайность которых в несколько раз превышает урожайность лучших естественных субальпийских лугов: Для определения правильных сроков посева разработанных ею травосмесей, Е. А. предпринимает работу по изучению ритма прорастания семян важнейших высокогорных злаков. Она привлекала молодежь для выявления ценных в кормовом отношении видов, для изучения наиболее распространенных на лугах балластных растений; результатом этого явилась целая серия выполненных под ее руководством студенческих работ, посвященных всестороннему изучению отдельных видов высокогорных растений.

Для определения наилучшего срока сенокошения Е. А. сначала сама, а затем с помощью своих сотрудников и студентов, проводит ежегодные фенологические наблюдения на склонах Средне-Эрманского ущелья. Не оставляет она также и начатые еще до войны наблюдения над динамикой развития белоусовых лугов при различных режимах использования, разрабатывает вопросы правильной организации хозяйственного использования высокогорных лугов различных типов, ставит опыты по выяснению влияния на них органических удобрений.

Большое значение для местного населения имели развернутые ею работы по внедрению в высокогорные районы сельскохозяйственных культур. До организации стационара в горных селениях лишь кое-где в ничтожном количестве высаживался местный малопродуктивный сорт картофеля. В настоящее время картофель стал основной культурой в окрестностях стационара; его посадки занимают бо́льшую часть пригодной для распашки территории, при этом колхозы используют семенной материал, полученный безвозмездно на стационаре, — лучшие высокоурожайные сорта, прошедшие здесь многолетние испытания (всего за годы работы Е. А. на стационаре испытано 17 различных сортов картофеля). Е. А. стремится ввести в употребление и другие незнакомые горцам овощные и ягодные культуры, раздает их семена и рассаду, разъясняет правила ухода за ними.

Наряду с большой научно-исследовательской работой Е. А. продолжала сама управлять все расширяющимся хозяйством стационара: она добилась передачи стационару заповедного участка территории, осуществила строительство новых помещений, необходимых для развертывания работ; увеличилось и число сотрудников стационара. Невзирая на свой возраст, по нескольку раз в год верхом по трудным горным дорогам, а иногда и по бездорожью, она выезжала в районный и областной центры, хлопоча о нуждах стационара и местного населения.

Особо следует остановиться на общественной деятельности Е. А., на ее отношениях с горцами — осетинами. Трудно переоценить то значение, которое имел возглавляемый ею стационар в жизни окрестных селений. Живя в постоянном общении с местными жителями, Е. А. стала для них величайшим авторитетом, другом и советником. Как раньше к палаткам Бушей, так теперь на стационар «к нашей Лизе» приходили и за советом, и за помощью, и просто за добрым словом. Еще со времени первых экспедиций Е. А. привыкла оказывать нуждающимся неотложную медицинскую помощь. И теперь, живя на стационаре, в любое время года, в любую погоду, невзирая на собственное слабое здоровье, шла она на помощь больным.

Ее деятельность имела огромное просветительское значение, способствовала культурному росту отдаленных горных селений. Своим примером воспитывала Е. А. у местных жителей новое, сознательное отношение к труду, к коллективу. Для нее не существовало ничего личного; отказывая себе иногда в самом необходимом, она тратила свои деньги на нужды стационара, так как интересы дела были для нее превыше всего. За время работы в Юго-Осетии Е. А. сумела подобрать и обучить надежные местные кадры. Ее воспитанники гордятся и дорожат своей работой, хотя высокотребовательная к себе, Е. А. и от них добивалась безупречного выполнения их обязанностей и подчас резко критиковала их за допущенные недостатки и промахи.

Популярность Е. А. среди населения была столь велика, что ее неоднократно избирали депутатом районного и областного Советов депутатов трудящихся. Высоко ценили деятельность Е. А. партийные и советские организации. Руководящие работники области и района оказывали ей всемерную поддержку и помощь в работе, считались с ее советом и мнением. Большим уважением пользовалась Е. А. и в среде грузинских ботаников, избравших ее в 1959 г. почетным членом Грузинского ботанического общества.

В 1944 г. Е. А. была награждена медалью «За оборону Кавказа», в 1945 г. медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.», в 1954 г. ей был вручен орден Ленина и в 1960 г. орден «Знак почета».

До самых последних дней жизни Е. А. сохраняла удивительную душевную молодость и продолжала вести научно-исследовательскую и общественную работу. Она строила планы дальнейшей научной работы, заложила альпийский ботанический сад из наиболее интересных и редких видов растений, обрабатывала богатый гербарий, созданный ею при стационаре, и начала свой последний большой труд — подробный конспект флоры Юго-Осетии, оставшийся, к сожалению, незавершенным.

В общей сложности ею было опубликовано 54 печатных работы, из них 21 по материалам, собранным в Юго-Осетии; некоторые подготовленные к печати рукописи были утеряны в Ленинграде в годы войны и не дошли до нас.

Даже тяжелая болезнь оказалась не в силах прервать ее работу. Преодолевая слабость и сильные физические страдания, продолжала она руководить стационаром, отдавала последние необходимые указания и покинула его лишь за 10 дней до своей кончины. В последний раз спустилась Е. А. из Эрмани в Цхинвали в начале сентября 1960 г. уже совершенно больная и скончалась в Ленинграде через день после приезда на лечение. По ее желанию, урну с ее прахом перевезли в Юго-Осетию и похоронили на территории Горно-лугового стационара недалеко от памятника Николаю Адольфовичу.

Память о Е. А. и Н. А. Буш — замечательных тружениках и энтузиастах науки — навсегда сохранится не только среди их товарищей и учеников по работе, но и среди их многочисленных друзей в Юго-Осетии. Совместным решением областного комитета партии и облисполкома Юго-Осетии Горно-луговому стационару отныне присвоено имя его основателей. Дальнейшее изучение высокогорной флоры и растительности Кавказа немыслимо без учета работ Николая Адольфовича и Елизаветы Александровны Буш.

СПИСОК НАУЧНЫХ РАБОТ Е. А. БУШ [1]

1906

Материалы по флоре Сапожковского уезда Рязанской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп., XXXV, 3 : 41—51. (Под фамилией Эндаурова, совместно с В. Кульчицкой).

1909

Материалы для флоры Карачая вообще и Тебердинской долины в особенности. Тр. Тифлисск. бот. сада, XI, 1 : 1—140.

*Plantae caucasicae novae vel minus cognitae. Тр. Бот. сада Юрьевского унив., X, 1 : 1—7.

1911

Buxaceae, *Empetraceae*, *Anacardiaceae*. В изд.: Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Материалы для флоры Кавказа, III, 8, 31 : 1—16.

1912

Aquifoliaceae, *Celastraceae*, *Staphyleaceae*. В изд.: Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Материалы для флоры Кавказа, III, 8, 35 : 17—48.

1914

Западная граница *Betula raddeana* Trautv. на Кавказе (доклад о труде). Изв. АН, VI, сер. 2 : 93.

Западная граница *Betula raddeana* Trautv. на Кавказе. Тр. Бот. музея АН, XII : 75—86.

1915

Ericaceae. В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, II : 1—80.

1919

Ericaceae. В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, III : 81—142.

---

[1] Работы, отмеченные звездочкой, выполнены совместно с Н. А. Буш.

1926

Diapensiaceae и *Primulaceae*. В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, IV : 1—81.

Новая разновидность *Alopecurus sericeus* Alb. с Центрального Кавказа. Тр. бот. музея АН СССР, XIX : 75—78.

Новости флоры Центрального Кавказа. Тр. Бот. музея АН СССР, XIX : 182—186.

*Ботанические исследования в Центральном Кавказе в 1925 г. Тр. Бот. музея АН СССР, XIX : 160—181.

*О ботанических исследованиях в Центральном Кавказе в 1925 г. Дневн. Моск. съезда ботаников в январе 1926 г. : 42—41.

1927

Список растений, собранных Е. А. и Н. А. Буш в Центральном Кавказе в 1911, 1913 и 1925 гг. Тр. Бот. музея АН СССР, XX : 1—188.

1930

Новый колокольчик с Кавказа. Тр. Бот. музея АН СССР, XXII : 215—217.

*Ботаническое исследование Юго-Осетии. I. Западная часть (районы Цонско-Теделетский и Кударский). Произв. силы Юго-Осетии, I, Тр. СОПС АН СССР, сер. закавк., 2 : 1—152.

1931

Новый вид рода *Eleutherospermum* C. Koch с Кавказа. Тр. Бот. музея АН СССР, XXIII : 229—232.

*Ботаническое исследование Юго-Осетии в 1928—1930 гг. (Тезисы). Изв. АН СССР, 3 : 439—448.

*Балкарская экспедиция. Вестн. АН СССР, 9 : 45—48.

1932

*Кавказ и Закавказье. Ботанические исследования. Сб.: Экспедиции Всесоюзн. АН за 1931 г. Тр. СОПС АН СССР, сер. научно-попул. : 318—323.

*Ботанические исследования Балкарии. Сб.: Экспедиции Всесоюзн. АН за 1931 г. Тр. СОПС АН СССР. сер. научно-попул.: 318—323.

Новый вид рода *Veronica* L. из Юго-Осетии (Закавказье). Тр. Бот. музея АН СССР, XXIV : 2 —24.

*К ботанической карте Балкарии и Дигории (краткий общий очерк растительности). Тр. Бот. музея АН СССР, XXIV : 1—21.

*Ботанический отряд Алагезской экспедиции. Вестн. АН СССР, 12 : 59—64.

О некоторых реликтовых растениях Балкарии (Центральный Кавказ). Тр. Бот. музея АН СССР, XXIV : 23—24.

1933

Новости флоры Кавказа. (Из результатов Алагезской экспедиции). Тр. Тифлисск. бот. инст., I : 5—7.

1934

Новые для Кавказа растения. (Из результатов Алагезской экспедиции). Тр. Тифлисск. бот. инст., I : 209—212.

Почвенное-геоботаническое исследование Юго-Осетии в 1933 г. (предварительный отчет). Тр. Тифлисск. Бот. инст., I : 9—30. [Совместно с Н. А. Буш и Б. А. Клопотовским].

Рецензия на работу Е. Н. Синской «Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов». Сов. бот. 4 : 181—183.

1935

Заметки о кавказской флоре. Бот. журн. СССР, XX, 4 : 352—356.

1936

Новая валериана с Кавказа. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Систематика высших растений, III : 285—287.

Новая *Cephalaria* с Северного Кавказа. Бот. журн. СССР, XXI, 4 : 425—429.

*Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. Произв. силы Юго-Осетии, V, Тр. СОПС АН СССР, сер. закавк., 18 : 12—263.

*Об улучшении горных лугов Юго-Осетии. Изв. Юго-Осетинск. н.-и. инст., 2.

1937

*Высокогорные луга Юго-Осетии. Изв. Юго-Осетинск. н.-и. инст., 3 : 78—97.

*О работе Юго-Осетинского Горно-лугового стационара в Эрмани в 1936 г. Изв. Юго-Осетинск. н.-и. инст., 3 : 300—305.

*О работе Юго-Осетинского Горно-лугового стационара в 1936 г. Сов. бот., 2 : 138—149.

Горные кормовые ресурсы Юго-Осетии. Сб.: Экспедиции АН СССР 1935 года: 400—403.

*К динамике зарослей кавказского рододендрона. Бот. журн. СССР, XXII, 6 : 560—566.

О белоусе и белоусниках. Сов. бот., 2 : 64—74.

Veratrum lobelianum Bernh. как вредный сорняк лугов. Сов. бот., 4 : 95—101. [Совместно с Г. П. Кварацхелия].

1938

Об изменчивости некоторых высокогорных растений Кавказа в связи с динамикой зарастания. Сов. бот., 1 : 46—53.

*О работе Юго-Осетинского Горно-лугового стационара в 1937 г. Сов. бот., 2 : 123—128.

Новый колокольчик из Аджарии. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, VII, 6, стр. 128—130.

Результаты работы на питомнике Юго-Осетинского Горно-лугового стационара за лета 1936—1937 гг. Сов. бот., 2 : 140—148. [Совместно с Е. В. Шмидт].

1939

О результатах исследований на Юго-Осетинском Горно-луговом стационаре. Сов. бот., 3 : 17—27.

Новый вид рода *Nepeta* из Юго-Осетии. Бот. журн. СССР, 5—6 : 422—424.

1940

Об истреблении чемерицы (*Veratrum lobelianum* Bernh.). Сов. бот., 2 : 81—83.

О результатах научных работ Юго-Осетинского Горно-лугового стационара БИН АН СССР. Сов. бот.. 2 : 11—29.

1941

Работа на Юго-Осетинском стационаре в 1940 г. Сов. бот., 4 : 43—55.

1952

Перестройка травостоя субальпийских лугов (из результатов работ Горно-лугового стационара Ботанического инст. АН СССР), Бот. журн., 4 : 477—487.

Ledum и другие роды сем. *Ericaceae*. Флора СССР, XVIII.

1954

Опыты посевов травосмесей на субальпийских лугах Грузинской ССР. Тбилиси : 1—19.

1959

Ритм прорастания некоторых злаков в окрестностях Юго-Осетинского Горно-лугового стационара. Бот. журн. 8 : 1120—1123.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

А. М. Семенова-Тян-Шанская,
М. С. Яковлев и Е. Е. Гогина,

(Получено 18 X 1962).

ПАМЯТИ МИХАИЛА ИВАНОВИЧА НАЗАРОВА

(К 20-летию со дня смерти) [1]

Михаил Иванович Назаров, один из видных советских флористов, принадлежащий к поколению, сформировавшемуся еще в дореволюционные годы, скончался в августе 1942 г. в Ашхабаде, где он находился вместе с эвакуированной частью Московского университета. Тревожная и напряженная обстановка 1942 г., вызванная обстоятельствами военного времени, была причиной того, что эта утрата не была отмечена в печати. Никакого некролога не появилось и позже.

М. И. Назаров родился в 1882 г. в с. Досугово Краснинского у. Смоленской губ. в семье сельского учителя. В 1901 г. М. И. окончил учительскую семинарию в с. Алферове Вяземского у. и в 1901—1905 гг. работал учителем городского училища в г. Сычевке; в те же годы он начал собирать растения и с этой целью много странствовал по Дорогобужскому, Ельнинскому, Сычевскому, Юхновскому уездам; собранный в эти годы довольно большой гербарий он в 1911 г. подарил Обществу изучения Смоленской губ.

---

[1] При составлении настоящей статьи была в значительной мере использована автобиография М. И. Назарова, хранящаяся в архиве Московского университета. Т. Б. Вернандер и С. Ю. Липшиц любезно согласились просмотреть рукопись и сделали ряд ценных замечаний, за что автор выражает им искреннюю признательность.

Еще находясь в семинарии, М. И. начал участвовать в подпольных революционных кружках в Вязьме и Дорогобуже; в 1905 г. он был вынужден перевестись в г. Черкассы Киевской губ., но и там уже на следующий год был уволен по политической неблагонадежности. В 1906 г. М. И. поселился в Москве, где преподавал на Пречистенских курсах для рабочих и деятельно участвовал в различных общественных организациях, примыкавших к РСДРП; в своей подпольной работе был непосредственно связан с М. С. Урицким. Однако после ареста скрывавшегося у него учителя Комракова он должен был уехать из Москвы. В 1909 г. с трудом, без официальных прав учителя, он устроился на работу в городское училище в г. Меленках Владимирской губ., где и проработал до 1916 г. Здесь он еще более настойчиво и серьезно занимается изучением флоры, устанавливает связь с основными ботаническими центрами — Петербургом, Москвой, Юрьевом и Казанью, печатает ряд ботанических работ и становится вполне сформировавшимся прекрасным флористом. Более 2000 листов его сборов из Владимирской губ. хранятся в Гербарии Ботанического института в Ленинграде и почти столько же дублетов — в Москве. В это же время М. И. впервые начинает интересоваться ивами, а в дальнейшем становится крупнейшим специалистом по этой трудной в систематическом отношении группе; среди меленковских сборов почти 900 листов *Salix*.

В 1916 г., после того как учебный округ, благодаря ходатайствам И. П. Бородина, Д. И. Литвинова и А. Н. Петунникова, утвердил, наконец, М. И. в правах преподавателя, он переезжает в Тверь, а вскоре после революции — снова в Москву. В Твери и в Москве преподает в различных учебных заведениях и активно участвует в краеведческом движении.

Хотя по занимаемой должности М. И. вплоть до 1930 г. был лишь преподавателем средней школы, его эрудиция и авторитет ботаника непрерывно росли. Несмотря на все трудности, в том числе и материальные, М. И. непрерывно и много экскурсирует, собирая и изучая растения: в 1916—1917 гг. — в окрестностях Твери, в 1920 г. — в Орловской и Тульской губ., в 1921 г. — на Мурманском берегу и Новой Земле, в 1926—1928 гг. — в Нижегородской губ., в 1929 г. — в Тункинских и Китойских гольцах на Восточном Саяне.

Только в 1930 г., уже в 48-летнем возрасте, М. И. становится, наконец, «профессиональным» ботаником: поступает в Трест нового лубяного сырья и едет в экспедиции по изучению кендыря — в 1930 г. в низовья Сыр-Дарьи, а в 1931 г. в Забайкалье. Перейдя на должность ботаника Наркомзема, он продолжает до 1933 г. заниматься изучением растительности Забайкалья, результатом чего явились несколько статей и капитальные, но, к сожалению, не опубликованные работы — карты растительности Бурятии, список растений Тункинских и Китойских гольцов и описание растительности Тункинского района. Эти работы замечательны сказавшимся в них широким географическим кругозором автора и его подходом к растительности как к естественной производительной силе, в частности как к кормовой базе. Что же касается флоры Восточного Саяна и Бурятии, то в те годы М. И. был, несомненно, лучшим знатоком ее.

В 1933—1935 гг. М. И. возвращается к теме, увлекшей его еще в период жизни в Меленках, — к систематике рода *Salix*. Теперь, имея уже основательное знакомство с ивами многих районов нашей страны, он предпринимает обработку ив для «Флоры СССР», «Флоры Забайкалья», «Флоры Украины», перерабатывает и дополняет этот раздел для новых изданий определителя Маевского. Обработка ив для «Флоры СССР» была, конечно, чрезвычайно тяжелой задачей, и завершение ее в 2-летний срок является памятником необыкновенного его трудолюбия.

М. И. Назаровым описаны новые виды ив: *Salix liliputa*, *S. oleninii*, *S. turanica*, *S. sajanensis*, *S. jacutica*, *S. lipskyi*, *S. ferganensis*.[1]

В 1934—1935 гг. М. И. читал курсы общей ботаники и географии растений на Географическом факультете Московского городского педагогического института.

С 1935 г. М. И. — хранитель Гербария Московского университета. С Московским университетом у М. И. установилась связь еще до революции. Более тесный и непосредственный контакт возник в 20-х годах, когда после поездки на Север М. И. занялся разборкой арктических коллекций Гербария МГУ, а затем участовал в организованной В. В. Алехиным Нижегородской геоботанической экспедиции (1926—1928 гг.).

Еще за 9 лет до поступления в штат Гербария МГУ, М. И. опубликовал (1926) обзор коллекций Гербария. Эта работа по содержанию и характеру изложения примыкает к «Библиографии по флоре Сибири» Д. И. Литвинова и изобилует интереснейшими историческими сведениями. Заведуя Гербарием, М. И. продолжал изучать состав коллекционного фонда и к 1939 г. подготовил большой сводный труд, содержащий, кроме чисто цифровых учетных данных Гербария, краткие сведения о многих коллекторах. К сожалению, труд этот не был напечатан.

Хотя основное время в университете поглощала разборка коллекций, все же и в последние годы жизни М. И. совершил ряд поездок на Кавказ: в 1937 г. — в район Бакуриани; в 1939 г. — на Зап. Кавказ, в Колхиду и Армению; в 1939 г. — в Дагестан. В то же время М. И. продолжал, как свидетельствуют пометки в гербариях, работать над ивами. В 1941 г. он снова посетил Восточный Саян (Тофаларский район). Вскоре после возвращения в Москву, в начале войны, вместе с университетом М. И. эвакуировался в Ашхабад, где и скончался в августе 1942 г.

М. И. всегда очень симпатизировал тем, кто приходил в Гербарий не по долгу учения или службы, а просто ради интереса к растениям. С подобным отношением пришлось столкнуться, в частности, и пишущему эти строки, который познакомился с М. И. в 1939 г., когда впервые пришел в университетский Гербарий тоже только как любитель. М. И. был чрезвычайно радушен и прост, несмотря на страшную в то время тесноту помещения, он позволил заниматься в Гербарии в любое время. М. И. поддерживал связь со многими любителями и краеведами. К сожалению, его личный архив и переписка не попали в университет.

Общее количество собранных М. И. растений определить трудно; около 15 000 листов, хранящихся в Московском университете, по-видимому, составляют бóльшую часть его личных сборов.

Путь М. И. в науку не был прямым и легким. Не учившись в высшем учебном заведении, не имея в молодые годы возможности регулярно и непосредственно общаться с учеными старшего поколения, работать в гербариях и библиотеках ботанических учреждений, М. И. и не мог получить в начале своей деятельности многих нужных знаний и навыков, которые для прошедшего университетскую подготовку являются само собой разумеющимися. Но благодаря любви к растениям и чрезвычайному своему трудолюбию М. И. наверстал упущенное и занял достойное место среди советских ботаников.

СПИСОК РАБОТ М. И. НАЗАРОВА

1906

Итоги голодного года. Журн. Общ. врачей в память Н. И. Пирогова, 1906, 5.

1911

Водяная чума (*Elodea*) в Меленковском уезде. Владимирск. губ. ведомости, 11.

Краткое руководство к собиранию растений и изучению флоры Меленковского уезда. Владимирск. губ. ведомости, 13; отдельно напечатано в тип. Владимирск. губ. земства.

О травах сказание. Владимир. Стр. 12.

Основы старинного пчеловодства по заговорам, собранным во Владимирской губ. Этнограф. обозр., 91—91 : 58—70.

1912

О ботанических экскурсиях во Владимирской губ. в 1911 г. Годичн. отчет МОИП за 1911—1912 гг.

О болотно-водной флоре в окрестностях г. Меленок Владимирской губ. Тр. Владимирск. общ. любит. естествознан., 3, 2 : 63—79.

1913

Движение весны на юге Владимирской губ. за четырехлетие 1910—1913 гг. Владимирск. губ. ведомости, часть неофиц.; и отдельно в тип. губ. правления, стр. 63.

К флоре Владимирской губ. Тр. бот. сада, Юрьевск. унив., 14 : 127—135.

Отчет об экскурсии по Владимирской губ. в 1912 г. Годичн. отч. МОИП за 1912—1913 гг.

---

[1] Автором этих строк назван в честь М. И. Назарова эндемичный для Восточного Саяна и Витимского нагорья вид ивы из секции *Herbaceae* — *Salix nasarovii* A. Skv.

Juncus atratus Krok. как элемент владимирской флоры. Тр. бот. сада Юрьевск. унив., 14 : 300—302.

1914

Ботанические впечатления в Покровском уезде Владимирской губ. Естествознан. и географ., 9—10 : 1—38, илл. и карты.

1916

О некоторых растениях Владимирской и других соседних с нею губерний. Тр. Бот. музея АН, 15 : 159—182.

1918

М. В. Михайловская (памяти труженицы на поприще родиноведения). Тверск. кооператор, 18—20.

1919

Губернское совещание по краеведению в Москве. Тверск. кооператор, 3—4.

Программа лекций по культурно-просветительной деятельности кооперации. Владимир.

Указатель книг и статей по выставочному, музейному, экскурсионному делу и родиноведению. М. : 1—64.

1921

Инструкция для собирания растений и изучения растительности Московской губ. Изд. Музейно-экскурс. станции отдела нар. образован., М. : 1—36, илл.

1922

Предварительный отчет о ботанико-географических исследованиях на Новой Земле. Отчет Сев. научно-промысл. экспед. ВСНХ.

1924

Историко-революционные материалы в литературе краеведения. Вестн. книги, 11—12.

Der Adams'sche Nachlass. Nachtrag zu den Resultaten der botanischen Forschungsreise Adams'ins arktische Sibirien. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., 32, 3—4: 330—360. Русск. резюме.

1925

Переселение растений в связи с войной и революцией. Хочу все знать, 2.

1926

Материалы по флоре Новой Земли. Тр. Пловуч. морского инст., I, 11 : 1—20, карты.

Результаты ботанико-географических исследований в области зандровых песков Окско-Клязьминского водораздела. Дневник Всесоюзн. съезда ботан. в Москве : 130—131.

Травохранилище Московского университета и его гербарные источники по русским и иностранным флорам. Изв. Главн. бот. сада, 25, 3 : 266—314. Реферат доклада на эту же тему в «Дневнике Всесоюзного съезда ботаников в Москве».

1927

Адвентивная флора средней и северной части РСФСР за время войны и революции. Изв. Главн. бот. сада, 26, 3 : 1—12.

Растительность боровых песков Лукояновского, Арзамасского и Выксунского уездов. Предварительный отчет о работе Нижегородской геоботанической экспедиции в 1926 г. Производит. силы Нижегородск. губ., 6 : 31—39, Нижн. Новгород.

1928

Дополнения к флоре восточной части Владимирской губ. Работы Окск. биолог. ст., 5, 2—3 : 161—168. Муром.

Еще несколько данных о растительности боровых песков ю.-з. части Нижегородской губ. Предварительный отчет о работе Нижегородской геоботанической экспедиции в 1927 г. Производит. силы Нижегородск. губ. 9 : 43—52.

1929

Пески мордовских лесов Приалатырья и их ботанико-географическое значение. Изв. Русск. географ. общ., 1—2 : 119—173.

Растительность северной части Ветлужского уезда. Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г. Производит. силы Нижегородск. края, 14 : 73—84.

Растительность центральной части Вязниковско-Балахнинской песчаной низины в пределах Владимирской губ. Журн. Русск. бот. общ., 13: 165—174.

1930

Хамардабано-Тункинская экспедиция общества изучения Урала, Сибири и Д. Востока. Сов. Азия, 1.

1931

Кендырь на Сыр-Дарье. За новое волокно, 3—4 : 78—80.

1932

Кендырь среди растительности долины Сыр-Дарьи. Тр. Инст. нового лубян. сырья, 3 : 104—183.

1933

К флоре острова Врангеля. Тр. Океанографич. инст., 3, 4 : 1—21.

Род *Salix*. В кн.: П. Ф. Маевский, Флора Средней России. Определитель, изд. 6; с небольшими изменениями, то же в изд. 7 (1940).

1934

Кендырь в Сибири. Тр. Инст. нового лубян. сырья, 5 : 20—25.

Об ивах Кавказа. Сов. бот., 4: 125—129.

Основные типы растительности Бурято-Монгольской АССР и их кормовое значение. Бот. журн., 19, 1 : 33—58.

Реферат доклада на ту же тему. Матер. I Конфер. по изуч. производ. сил. Бурято-Монголии : 28—29.

Геоботаническая карта Нижегородской губ. под ред. В. В. Алехина. (Соавторство).

1935

Об ивах и тополях, их экологии и употреблении. В сб.: В поисках нового растительного сырья, изд. с.-х. секции клуба работников народн. хозяйства им. Дзержинского. (Стеклограф), М.

Очерк растительности Окинского края. Изв. Гос. Географ. общ., 67, 1 : 54—87.

Памяти В. С. Доктуровского. Землеведен., 37, 3 : 274—276.

1936

Гербарий Института ботаники Московского университета. Бот. журн., 1 : 127—128.

Salix. Флора СССР, 5 : 21—216.

1937

Salicaceae. Флора Забайкалья, 3 : 173—224.

1946

Замечания по докладу К. И. Солоневича «К вопросу о существовании позднеледниковых лесов в восточной Прибалтике». Тр. Инст. географ. АН СССР, 37 : 307—308.

1949

Salicaceae. Флора Белоруссии, 2 : 19—73.

1952

Salicales. Флора УРСР, 4 : 17—86 (С дополнениями М. И. Котова и П. И. Гержедович).

ВАЖНЕЙШИЕ РУКОПИСИ

Библиография Юго-западного Прибайкалья и Тункинского аймака. 1933, 149 стр. (Экземпляр имеется в Гербарии МГУ).

Каталог коллекций, поступивших в гербарий Московского университета с 1813 по 1939 г. 1939, 263 стр. (Экземпляр имеется в Гербарии МГУ).

Краткое типологическое описание растительности Тункинского аймака. До 1935 г. (Местонахождение не известно).

Список высших растений Восточного Саяна в пределах Тункинских и Китойских гольцов. 1938. (Экземпляр имеется в Гербарии МГУ, 119 стр.).

Схематические карты основных типов растительности Бурято-Монголии, 16 карт, м. 1 : 420 000. (Сданы около 1934 г. в фонд Министерства земледелия Бурятской АССР).

Москва.

А. К. Скворцов.

(Получено 25 IV 1962).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

Славомиль Гейны (dr. Slawomil Hejný)

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ЧЕХОСЛОВАЦКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

1 I 1962 в Праге был открыт Ботанический институт Чехословацкой Академии наук. Новый институт возник на базе Геоботанической лаборатории Чехословацкой Академии наук, основанной в 1954 г. в Пругонице под Прагой.

В настоящее время в составе Ботанического института три отделения — Геоботаническое, Таксономическое и Экологическое.

Геоботаническое отделение готовит к изданию реконструкционную карту растительности Чехии и Моравии в масштабе 1 : 200 000 (карта, созданная на основе Геоботанического картирования в масштабе 1 : 75 000) и работает над картой современной растительности ЧССР. Кроме того, отделение готовит к изданию каталог единиц растительности, приведенных в литературе для территории ЧССР до 1960 г. В ближайшие годы это отделение будет заниматься геоботаническим исследованием ландшафтов и систематическим исследованием растительных сообществ в ЧССР, обращая особое внимание на сообщества лесные, луговые и водные. Будет изучаться распространение видов на территории ЧССР и будут изданы карты ареалов видов, характерных в фитогеографическом и фитоценологическом отношении. В составе Геоботанического отделения работает группа по исследованию растений-антропофитов.

Таксопомическое отделение работает в области экспериментальной таксономии (в настоящее время изучаются роды *Lotus*, *Arabis*, *Roripa*) и в области классической таксономии (изучаются виды чехословацкой флоры). Подготавливается издание «Каталога флоры ЧССР», а в дальнейшем также «Флоры ЧССР». Микологическая группа работает над систематикой порядка *Aphyllophorales* (обрабатываются прежде всего грибы-разрушители древесины). Отделению принадлежит Станция альпийских растений в Чернолице, которая издает «Index seminum» и оказывает посредничество в обмене семенами из природных местонахождений. Отделение принимает участие в решении экспериментальных исследовательских задач.

Отделение экологии растений (адрес: Брно, Стара 18) занимается аутэкологией видов *Corynephorus*, *Convallaria* и видами ксеротермичной флоры. С помощью пыльцевого анализа исследуется послеледниковое развитие растительности на территории Чехии и Моравии.

Персональный состав Института следующий:

Директор д-р Славомиль Гейны, канд. биолог. наук (экология и фитоценология водных сообществ, биология и экология антропофитов), ученый секретарь Робэрт Нейгейсл, канд. биолог. наук (фитоценология — лесные и торфяные сообщества).

Геоботаническое отделение — заведующий отделением Ярослав Моравец, канд. биолог. наук (фитоценология — лесные и луговые сообщества), Зденька Доволилова-Новотна, канд. биолог. наук (фитоценология — лесные сообщества), д-р Генрих Гоуфек (региональная фитогеография, флористика), инж. Карл Копецки (фитоценология — сообщества водных бассейнов), д-р Мария Лготска (биология сорняков), д-р Рудольф Микишка (фитоценология — лесные сообщества), Мирослава Моравцова, канд. биолог. наук (фитоценология — лесные сообщества).

Таксономическое отделение — заведующий отделением Йосиф Голуб, канд. биолог. наук (таксономия, фитогеография), д-р Иван Клаштерски (экспериментальная таксономия), д-р Франц Котлаба, канд. биолог. наук (таксономия семейства *Polyporaceae*), Ирина Новотна, пром. биолог (экспериментальная таксономия, генетика), Зденек Поузар, пром. биолог (таксономия *Basidiomycetae*), Павел Томшовиц, пром. биолог. (таксономия, цитология, палинология), Анна Жертова, канд. биолог. наук (экспериментальная таксономия — бобовые, род *Lotus*).

Отделение экологии растений — заведующий отделением д-р Милена Рыхновска, канд. биолог. наук (физиологическая экология), д-р Эмилия Балатова, канд. биолог. наук (фитоценология — луговые сообщества), Ян Квет, пром. биолог. (физиологическая экология), Камиль Рыбничек, пром. биолог. (фитоценология и экология торфяных и луговых сообществ), Антон Конетопски, пром. биолог. (палинология), Элишка Рыбничкова, канд. биолог. наук (палинология, палеонтология четвертичного периода), д-р Франц Шмарда (микология, фитоценология — лесные сообщества), доцент д-р Ян Шмарда (региональная фитогеография, бриология, фитоценология), д-р Бланка Улеглова, канд. биолог. наук (физиологическая экология).

Ботанический институт
Чехословацкой Академии наук,
Пругонице под Прагой.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В ПЕРИОД С 1957 ПО 1962 г.

Свердловское отделение Всесоюзного ботанического общества, организованное в 1950 г., к 1957 г.[1] насчитывало 56 членов; за последующие годы количество членов возросло до 70 человек. Отделение объединяет ботаников, работающих в научно-исследовательских учреждениях и учебных заведениях Свердловска (Уральский филиал АН СССР, Уральский университет, Лесотехнический, Педагогический и Сельскохозяйственный институты и др.), а также некоторых ботаников из Нижнего Тагила и Уфы.

С 1957 по 1962 г. отделением проведено 42 собрания членов Общества и 15 заседаний совета. На общих собраниях заслушивались и обсуждались научные доклады по общетеоретическим вопросам, по итогам выполненных экспедиционных и экспериментальных работ, сообщения о конгрессах (IX Международный ботанический конгресс, V Мировой лесной конгресс, V Международный биохимический конгресс), конференциях и совещаниях. Большой интерес присутствующих неизменно вызывали сообщения членов общества о заграничных поездках их в страны северной и западной Африки, в Канаду и США. Ряд заседаний был посвящен деятельности известных ботаников — С. И. Коржинского (в связи со столетием со дня рождения) и О. Е. Клера (в связи со 115-летием со дня рождения), внесших большой вклад в изучение флоры и растительности Урала. Систематически заслушивались информации о направлении и планах работ различных научных коллективов, что имело большое значение для координации научных исследований. Специальные заседания были посвящены задачам уральских ботаников в реализации решений XXI и XXII съездов КПСС. В ряде случаев доклады заслушивались и обсуждались непосредственно в ботанических садах, дендрологических парках, питомниках и опытных хозяйствах и сопровождались интересными экскурсиями, что давало возможность участникам ознакомиться с объектами исследовательской работы, постановкой опытов и т. п. Неоднократно проводилось обсуждение новинок ботанической литературы, относящейся к Уралу. Серьезной критике были подвергнуты книги К. К. Полуяхтова «Растительность Свердловской области», ч. 1 (1958) и К. Г. Малютина «Материалы по высшим растениям Челябинской области» (1961).

Научные доклады, прочитанные на заседаниях Свердловского отделения Общества, отражали основные направления и тематику работ, выполняемых свердловскими ботаниками. Видное место среди этих работ занимали экспериментальные исследования. Л. И. Вигоров (Уральский лесотехнический институт), продолжая работы по физиологии азотного питания пшениц, развернул в последние годы также исследования содержания витаминов и микроэлементов в яблоках разных сортов; им отобраны наиболее витаминные сорта, изучаются закономерности доминирования признаков витаминности при гибридизации. В Уральском университете А. Т. Мокроносовым проводятся исследования углеродного питания как фактора онтогенеза и урожайности картофеля. Изучены онтогенетические особенности химизма фотосинтеза, темновой фиксации CO_2 и постфотосинтетических процессов. И. К. Киршин исследует физиологические механизмы роста растений, уделяя особое внимание природе физиологически активных ростовых веществ. По физиологии питания кукурузы в условиях Урала выполнена работа Э. Л. Климашевским и Г. В. Заблудой. Исследования В. В. Юркевича посвящены выяснению закономерностей формирования ферментативного аппарата живых клеток, в частности образования адаптивных ферментов у микроорганизмов. В области экспериментальной биогеоценологии, в частности изучения роли растительности в миграции рассеянных элементов в биосфере, интересная работа проводится Н. В. Тимофеевым-Ресовским и Н. В. Куликовым (Лаборатория биофизики Уральского филиала АН СССР). Б. А. Вакар (Уральский университет) изучает изменчивость хромосомного аппарата у злаков и бобовых при гибридизации.

---

[1] Работа отделения до 1957 г. охарактеризована в ранее опубликованной информации (Ботанический журнал, т. 42, 1957, № 10).

В Институте биологии Уральского филиала АН СССР П. Л. Горчаковский ведет исследования по фитогеографии Урала и прилегающих к нему равнинных территорий и в области по геоботаники. Выполненный им анализ эндемичных и реликтовых элементов дал возможность выяснить самобытные черты уральской флоры и осветить особенности ее генезиса. Детально изучен неморальный флорогенетический комплекс, имеющий на Урале и близ него восточный предел своего распространения; уточнены границы распространения отдельных видов и выяснены определяющие их причины, собран большой материал по фитоценотической характеристике широколиственных лесов. Более углубленно разработана динамическая классификация растительности горных тундр. М. М. Сторожева в последнее время занимается изучением флоры сосудистых растений Конжаковского горного массива. Трутовые грибы Урала, среди которых имеется много разрушителей древесины, изучает Н. Т. Картавенко. Б. П. Колесников разработал схему лесорастительного районирования Урала. Много внимания он уделяет также лесной типологии, настойчиво пропагандируя особый (названный им «генетическим») принцип классификации типов леса с учетом возрастных и восстановительных смен.

В Ботаническом саду Института биологии С. А. Мамаев исследует внутривидовую изменчивость сосны обыкновенной и пихты сибирской; им выявлена изменчивость морфологических признаков в пределах популяций в зависимости от географических зон. Н. А. Луганский изучил изменчивость сибирского кедра на Среднем Урале. В. И. Шабуровым выявлены и отобраны для введения в культуру декоративные плакучие формы белой ивы. Полученные Н. А. Коноваловым декоративные формы гибридных тополей с пирамидальной кроной переданы озеленительным хозяйствам. Итоги интродукции древесных экзотов на Среднем Урале подведены И. П. Петуховой. Работу по изучению морфогенеза и внутривидовых отношений многолетних злаков при разных экологических режимах проводит в Уральском университете П. В. Лебедев. Луга и пастбища Среднего Урала послужили объектом работ В. П. Голубинцевой, наметившей пути их улучшения. Актуальную для индустриального Урала проблему покрытия растительностью отработанных отвалов золы и шламма, загрязняющих воздух и почву близ промышленных предприятий, разрабатывает группа ботаников под руководством В. В. Тарчевского; предварительные результаты этих работ экспонировались на Выставке достижений народного хозяйства в 1962 г. и получили одобрение.

В последние годы заметно укрепилась связь научной тематики свердловских ботаников с запросами народного хозяйства и возросла консультационная помощь членов Общества различным производственным организациям.

Из числа организованных отделением научных конференций особого упоминания заслуживает проведенное в конце 1959 г. совместно с Институтом биологии УФАН широкое, ставшее по существу всесоюзным, совещание по вопросам классификации растительности, вызвавшее оживленные и полезные дискуссии и привлекшее многочисленных как местных, так и иногородних участников.

Выпущено в свет два сборника «Записок Свердловского отделения ВБО» (первый в 1960 г., второй в 1962 г.), а третий подготавливается к изданию.

Членами Общества систематически ведется пропаганда научных знаний в области ботаники (выступления по радио и телевидению, лекции, публикация брошюр и статей в газетах, юношеских и научно-популярных журналах). Значительное внимание общественности, особенно школьных учителей-биологов, привлек организованный отделением лекторий по актуальным проблемам современной биологии, посвященный 100-летнему юбилею книги Ч. Дарвина «Происхождение видов».

Несмотря на то, что деятельность отделения в последние годы заметно улучшилась и активизировалась, еще имеется ряд недостатков, в частности слаба связь с соседними отделениями Общества и еще недостаточно привлечение ботанической молодежи к публикации результатов своих исследований. Совет отделения принимает меры к устранению этих недочетов.

Участие свердловских ботаников в работе местного отделения Всесоюзного ботанического общества облегчило контакты вежду отдельными специалистами и научными коллективами, содействовало обмену идеями и информацией и уже принесло определенные положительные результаты. Есть основания надеяться, что роль этой общественной организации в ближайшее время еще более возрастет.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР
и Уральский государственный
университет.

П. Л. Горчаковский и
А. Т. Мокроносов.

(Получено 24 IX 1962).

№ 2 VOL. XLVIII

FEBRUARY, 1963

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R

CONTENTS

Page

ORIGINAL ARTICLES

I. F. Musayev. On the northern distribution limits of the characteristic components of the Turanskaya Desert flora. (12 maps) 157
P. I. Dorofeev. Tertiary plants of Kazakhstan. (4 textfigures, 2 plates) 171
M. P. Solntzeva. Inheritance of sex type in F_1 of intervarietal crosses in *Fragaria ananassa* Duh. 182
M. I. Paderevskaya. On the characteristic features of buds of some plants growing in the Streletzkaya Steppe (Voronezh Region). (4 textfigures) 192
H. A. Kondratieva-Melville. The structure of the embryo and the seedling of *Acer plantanoides* L. (2 textfigures, 1 plate) 199

CONTRIBUTIONS TO THE NATIONAL ECONOMY OF THE U. S. S. R. 211

D. F. Protzenko and **I. G. Shmatjko.** Characteristic features of the water regime of winter wheat 211
A. N. Pavlov and **E. G. Grinfeld.** The relation between the number of grains per cob and the zein accumulation in maize grains. (1 textfigure) 216
V. S. Sinitzky. On the artificial infestation of rye with *Claviceps purpureus* Ful. 219
B. M. Mirkin. A tentative economic typology of the meadows in the flood-plains of the Belaya river. (1 textfigure) 223
V. G. Bogoliubova. The use of phytoncidal plants for the conservation of water . . 231

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 235

T. E. A. Frey. On the use of the correlation coefficient of interspecific relations. (1 textfigure). (235).

REPORTS 240

A. P. Yunovidov. On the interrelations of the Forest and the Steppe in the northern part of the Central-Kazakhstan «melkosopochnik» (peneplane). (5 textfigures). (240). — **O. S. Gorozhankina.** Indicator plants for the soils of the watersheds in the south-eastern districts of the Rostov Region. (4 textfigures). (245). — **N. N. Izmailova.** Transpiration of plants of the upper part of the Alpine belt in the Eastern Pamirs. (2 textfigures). (250). — **E. S. Leskova.** Characteristic biological features of *Vincetoxicum officinale* L. (1 textfigure). (255). — **A. F. Kuchinsky.** Study on root systems of *Phellodendron amurense* Rupr. in mixed and pure cultures. (258). — **N. K. Klaptzova.** Morphological variations of the mycelium of *Ustilago tritici* Pers., the causal organism of wheat smut. (1 textfigure). (262). — **U. M. Miroshnichenko.** On the distribution and habitats of some plants in the Mongolian People's Republic. (263). — **L. M. Sauer.** New finds of *Vaucheria* in the Leningrad Region. (3 textfigures). (264). — **P. K. Krasiljnikov.** Some characteristic structural features of the subterranean organs of *Astragalus retamocarpus* Boiss. et Hochen. (3 textfigures). (266). — **I. I. Bubriak.** On the frost resistance of *Cryptomeria japonica*. (269). — **Z. G. Valova.** *Zoysia japonica* Steudel (*Gramineae*), a new species and genus for the flora of the U.S.S.R. (270). — **U. K. Dundin.** Repeated vegetative growth in Spiraea spp. (271). — **V. I. Matveyev.** On the flowering of *Lemna gibba* L. (1 textfigure). (272).

SURVEY OF LITERATURE 273

M. B. Sternberg. Correlative inhibition of growth in plants. (273).

Page

REVIEWS 287

N. I. Belkin. *L. I. Sergeyev*, *K. A. Sergeyeva* and *V. K. Melnikov.* Morphophysiological periodicity and winterhardiness of arboreous plants. 1961. (287). — **A. V. Kositzyn** and **M. J. Shkolnik.** *Konrad Mengel.* Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. (289).

PROTECTION OF NATURE 292

A. M. Krasnitzky. It is necessary to restore the state reservation in the Zhiguli Hills. (3 texrfigures). (292).

PERSONALIA 297

A. M. Semenova-Tian-shanskaya, M. S. Yakovlev and **E. E. Goghina.** To the memory of Elizaveta Alexandrovna Bush (February 14, 1886 — September 12, 1960). (1 portrait). (297). — **A. K. Skvortzov.** To the memory of Mikhail Ivanovich Nazarov (for the twentieth anniversary of his death). (1 portrait). (302).

SCIENCE ABROAD 307

Slavomil Hejný. A new Botanical Institute of the Academy of Sciences of Czechoslovakia. (307).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R 308

P. L. Gorchakovsky and **A. T. Mokronosov.** The activity of the Sverdlovsk Department of the Botanical Society of the U. S. S. R. during the period 1957—1962. (308).

СОДЕРЖАНИЕ

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

И. Ф. Мусаев. О северных пределах распространения характерных компонентов Туранской пустынной флоры. (С 12 картами) 157

П. И. Дорофеев. Третичные растения Казахстана. (С 4 рис. и 2 табл. рис.) . . . 171

М. П. Солнцева. Наследование типа пола цветка в F_1 при межсортовых скрещиваниях крупноплодной земляники 182

М. И. Падеревская. Об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи. (С 4 рис.) 192

Е. А. Кондратьева-Мельвиль. Развитие структуры проростка клена *Acer platanoides* L. (С 2 рис. и 2 табл. рис.) 199

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР 211

Д. Ф. Проценко и И. Г. Шматько. Особенности водного режима озимой пшеницы. 211

А. Н. Павлов и Э. Г. Гринфельд. Влияние числа зерен в початке на накопление зеина в зерне кукурузы. (С 1 рис.) 216

В. С. Синицкий. Об искусственном заражении ржи спорыньей 219

Б. М. Миркин. Опыт хозяйственной типологии естественных кормовых угодий в пойме р. Белой. (С 1 рис.) 223

В. Г. Боголюбова. Использование фитонцидных растений для консервации воды 231

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 235

Т. Э. А.Фрей. О применении корреляционного коэффициента межвидовых отношений. (С 1 рис.). (235).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 240

А. П. Юновидов. О взаимоотношениях леса и степи в северной части казахстанского мелкосопочника. (С 5 рис.). (240). — **О. С. Горожанкина.** Растения-индикаторы почв водоразделов юго-восточных районов Ростовской области. (С 4 рис.). (245). — **Н. Н. Измайлова.** Транспирация растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира. (С 2 рис.). (250). — **Е. С. Лескова.** Биологические особенности ластовня лекарственного. (С 1 рис.). (255). — **А. Ф. Кучинский.** Исследование корневых систем у бархата амурского в смешанных и чистых культурах. (258). — **Н. К. Клапцова.** Морфологические изменения мицелия *Ustilago tritici* Pers. — возбудителя пыльной головни пшеницы. (С 1 рис.). (262). — **Ю. М. Мирошниченко.** О местопроизрастании некоторых растений в МНР. (263). — **Л. М. Зауер.** Новые находки *Vaucheria* в Ленинградской области. (С 3 рис.). (264). — **П. К. Красильников.** Некоторые особенности строения подземных органов *Astragalus retamocarpus*. Boiss. et Hochen. (С 3 рис.). (266). — **И. И. Бубряк.** О морозостойкости криптомерии. (269). — **З. Г. Валова.** Новый род и вид для флоры СССР — *Zoysia japonica* Steudel (*Gramineae*). (270). — **Ю. К. Дундин.** Повторная вегетация у спирей. (271). — **В. И. Матвеев.** О цветении ряски *Lemna gibba* L. (С 1 рис.). (272).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 273

М. Б. Штернберг. Коррелятивное торможение роста растений. (273).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 287

Н. И. Белкин. *Л. И. Сергеев, К. А. Сергеева и В. К. Мельников.* Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. 1961. (287). — **А. В. Косицын и М. Я. Школьник.** *Конрад Менгель.* Основы питания растений. (289).

ОХРАНА ПРИРОДЫ 292

А. М. **Краснитский.** Необходимо восстановить заповедник в Жигулях. (С 3 рис.). (292).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 297

А. М. **Семенова-Тян-Шанская,** М. С. **Яковлев** и Е. Е. **Гогина.** Памяти Елизаветы Александровны Буш 14 II 1886—12 IX 1960). (С 1 портретом). (297). — А. К. **Скворцов.** Памяти Михаила Ивановича Назарова. К 20-летию со дня смерти. (С 1 портретом). (302).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ 307

Словомиль Гейны (dr. Slavomil Hejny). Ботанический институт Чехословацкой академии наук. (307)

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 308

П. Л. **Горчаковский** и А. Т. **Мокроносов.** Деятельность Свердловского отделения ВБО в период с 1957 по 1962 г. (308).

Подписано к печати 11/II 1963 г. М-19234. Бумага 70 × 108¹/₁₆. Бум. л. 4⁷/₈. Печ. л. 9³/₄ = 13.35 усл. печ. л. + 3 вкл. Уч.-изд. л. 16.15. Тираж 2900. Заказ 940.

1-я тип. Издательства АН СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, дом 12.